Pedobiologia, Bd. 2, S. 265—309 (1963)

[Лаборатория почвенной зоологии Института морфологии животных им. А. Н. Северцова Академии наук СССР. Москва (Зав. лабор. — М. С. ГИЛЯРОВ) и Зоологический музей Биологического института Новосибирск].

Изменение животного населения почв в ходе их развития на скалах и на рыхлых продуктах выветривания в лесо-луговых ландшафтах Южного Урала

И. В. СТЕБАЕВ

Izmenenie životnogo naselenija počv v chode ich razvitija na skalach i na rychlych produktach vyvetrivanija v lesolugovych landšaftach Južnogo Urala

I. V. STEBAEV

С 11 рисунками в тексте

(Рукопись поступила в редакцию 4. 5. 1962 г.)

План работы

1 ВВЕДЕНИЕ

Синэкологическая структура животного населения почв[1]), повидимому, обусловливается не только географическими и биологическими факторами почвообразования, но также и возрастом почв. Другими словами можно предположить, что экологические составные элементы животного населения возникают разновременно и являются в совокупности результатом всего длительного периода развития данного типа почвы в ходе сукцессионных процессов.

Еще в 1890 году основоположник научного почвоведения В. В. ДОКУЧАЕВ (1949) обращал внимание на необходимость специального изучения влияния

1) Понятие »животное население« употребляется в том же смысле, как его определял В. А. ДОГЕЛЬ (1924) и означает всю совокупность животных в данном биотопе с учетом их обилия. Этот термин отличается от термина фауна так же, как термины растительность и флора.

фактора времени на почву. Этому вопросу было уделено достаточно много места в исследованиях по начальным стадиям почвообразования (АКИМЦЕВ, 1932; ВИЛЬЯМС, 1949; ГЛОЗОВСКАЯ, 1950—1958; ТУРГУЛЯН, 1959). Обширный раздел посвящен ему и в сводке Г. ИЕННИ (1948).

Особенно большое значение имеют в этом отношении работы академика Б. Б. ПОЛЫНОВА и его сотрудников, дополненные интереснейшими исследованиями Н. А. КРАСИЛЬНИКОВА по микрофлоре выветривающихся вулканических пород Армении (АССИНГ, 1949; ЗАХАРОВ и СЕРЕБРЯКОВ, 1949; КРАСИЛЬНИКОВ, 1949,а, б, в; ПОЛЫНОВ, 1956, а, в; ЯРИЛОВА, 1947). Общие выводы из этих исследований сводятся к следующему. Процессы физического, химического и биологического выветривания в современную эпоху всюду начинаются и идут одновременно. Образование почв не мыслимо без участия микроорганизмов и растений, а результат их деятельности часто опережает эффект физического и химического выветривания. Деятельность сукцессионно примитивных биоценозов находится под жестким контролем микроклиматических и гидрологических условий. В то же время мы встречаемся с указанием Б. Б. ПОЛЫНОВА (1956-а) на то, что по его мнению деятельность животных сказывается заметным образом лишь после освоения субстрата сосудистыми растениями.

Таким образом, в области физики, химии и микробиологии почв накоплен уже большой материал по возрастным изменениям почвы и по роли растений в ее развитии.

По отношению к почвенной зоологии упрек В. В. ДОКУЧАЕВА (1949-а) в недостаточном внимании к изучению фактора возраста почвы в значительной мере остается в силе. Между тем, мы уже располагаем весьма красноречивыми данными о фауне почв, находящихся на первых стадиях развития (FALGER, 1922—1923; GELLERT, 1956; HEINIS, 1936—1937; KUBIENA, 1943; MUEHLBERGER, 1957; RIHA, 1954; ЗРАЖЕВСКИЙ, 1956; СТЕБАЕВ, 1958). Указанные работы свидетельствуют об обилии животной жизни в примитивных почвах, о наличии в них специфичных форм, о морфоэкологическом своеобразии обитателей этих почв и об активной роли беспозвоночных в процессе возникновения и дальнейшего становления почвы. Уникальное двадцатисемилетнее исследование ХЕЙНИСА (HEINIS, 1936—1937), говорит в пользу того, что развитие животного населения на выходах горных пород идет путем постоянно направленного усложнения. В то же время КУБИЕНОЙ (KUBIENA, 1943), показано, что оно проходит через ясно отграниченные стадии. Есть основания думать, что изучение изменения животного населения в ходе сукцессионного развития почв, может вскрыть некоторые аспекты геологической истории почвенной фауны (СТЕБАЕВ, 1958).

Минусом большинства названных работ является то, что они принимают во внимание разные группы животных, а не животное население в целом. В большинстве случаев дается зоологический анализ лишь нескольких, преимущественно самых ранних стадий почвообразования. Сравнение с окружающими развитыми почвами недостаточно полно, а исследованные разности не образуют единого ландшафтно-генетического ряда, в понимании Б. Б. ПОЛЫНОВА. Все это в определенной мере затрудняет сопоставление и трактовку полученных разными авторами данных в плане выяснения вопроса о взаимосвязи между возрастом почвы и специфическими чертами ее животного населения.

Исходя из всего сказанного, в настоящей работе нами была поставлена цель — изучить животное население почв в полном сукцессионном ландшафтно-генетическом ряду от обнаженных скал до аккумулятивных болотных почв в ольховом

лесу, имея в виду микроартропод и представителей почвенной «мезофауны» (по классификации ГИЛЯРОВА, 1941).

Работа выполнялась в лаборатории проф. М. С. ГИЛЯРОВА, которому пользуюсь случаем принести свою глубокую благодарность за постоянное внимание к моей работе. Полевые наблюдения проводились в Ильменском Государственном заповеднике на Биологической станции Уральского филиала АН СССР, руководство и коллектив которых автор сердечно благодарит за постоянную помощь в работе. Особую благодарность за постоянную поддержку в ходе полевых работ, автор выражает Н. В. ТИМОФЕЕВУ-РЕССОВСКОМУ.

Помощью в определении животных мы обязаны О. И. ГОРЛОВОЙ, А. Р. ГРИНБЕРГСУ, Е. М. ЗАХВАТКИНОЙ, Н. П. КРИВОШЕИНОЙ, А. Б. ЛАНГЕ, Т. С. ПЕРЕЛЬ, С. К. СТЕБАЕВОЙ, Н. М. ЧЕРНОВОЙ, И. Х. ШАРОВОЙ.

В Московском Государственном университете произведены определения растений (кафедра биогеографии) и микробиологические исследования, выполненные Н. П. РАСЬКОВОЙ (кафедра биологии почв).

2 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Ильменский Государственный заповедник находится к северу от г. Миасс в зоне меридиональных интрузий кислых гранитов и щелочных пегматитовых пород восточного подножия Южного Урала. Исследованная территория расположена на окраине гирлянды высоких предгорий, относительная высота которых едва превышает 300 м. (КРАШЕНИННИКОВ, 1951). Стационарный участок на С-В берегу оз. Б. Миассово (урочище Липовая Курья). Высокие осевые хребты Южного Урала заслоняют этот район от влажных западных ветров и ставят его в зависимость от сибирских континентальных воздушных масс. Зима холодная. Вегетационный период с конца апреля до середины сентября. Заморозки не отмечены только в июле. Температура летних месяцев от 10,6° до 18,1°. Летний максимум- в июле (+ 22,1°). Лето относительно сухое. На май-сентябрь приходится 302,7 мм осадков. В заповеднике всюду преобладают сосновые леса светлого строя.

Из сказанного следует, что литофильная растительность и обитающие на скалах беспозвоночные летом интенсивно освещаются солнцем и постоянно испытывают высокие температуры и дефицит влаги.

3 ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ СКАЛ И ДРУГИХ СОПУТСТВУЮЩИХ ЕМУ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Б. Б. ПОЛЫНОВ (1956), проводя исследования в Ильменском заповеднике, предложил схему стадиального развития почвенно-растительного покрова на скалах. С некоторыми дополнениями с нашей стороны она представлена на рис. 1

I. Стадия накипных лишайников (*Rhizocarpon* sp. и др.), разрастающихся после поселения водорослей. Лишайники покрывают сплошь все, в том числе и вертикальные, поверхности скал (рис. 5).

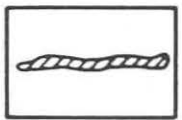
II. Стадия листоватых лишайников, сменяющих накипные [*Parmelia centriphuga* (L.) Ach. с примесью *P. physodes* (L.) Ach.]. На первой ступени (IIa) этой стадии появляются отдельные круговины *P. centriphuga* (рис. 5). На второй ступени (IIв) образуются сплошные коврики слоевищ толщиной до 8 мм. (рис. 6).

III. Стадия литофильных мхов [*Hedwigia ciliata* (Web.)] также разделена на три ступени: тонких и мощных ковриков *H. ciliata* (IIIa, IIIb) (рис. 2, рис. 7). Сюда же следует относить маломощные ковры *Pleurozium schreberi* (Willd.) (IIIc), встречающиеся на скалах северной экспозиции.

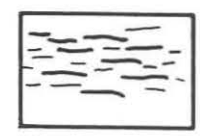
IV. Стадия гипновых мхов и корневищных растений. Сюда мы относим: мощные ковры *Pleurozium schreberi* и *Dicranum undulatum* Ehrh. на скалах северной экспозиции (IVa рис. 8). Ковры этих мхов с примесью *Polytrichum piliferum* Schreb., на которых поселяются корневищные *Fragaria vesca* L., *Vaccinium vitis idaea* L. и *Rubus saxatilis* L. (IVв, рис. 9).

V. Стадия гипновых мхов и некорневищных растений (*Libanotis condensata* Fisch., *Calamagrostis uralensis* Litw. и отдельные экземпляры сосен), а также *Rubus idaeus* L. (V, рис. 3).

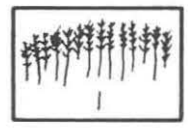
Рис. 1. Стадии развития почвенно-растительного покрова на скалах. Условные обозначения.
Abb. 1. Stadien der Entwicklung der Pflanzendecke auf Felsen.



1 *Parmelia centriphuga*



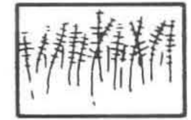
5 Грубырастительные остатки.
Grobe Pflanzenreste



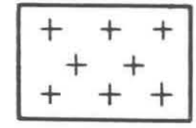
2 *Hedwigia ciliata*



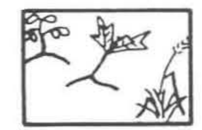
6 Гумусированный мелкозём.
Humushaltige, feinkörnige Erde



3 Гипновые мхи.
Hypnum-Moose



7 Гранит.
Granit



4 *Vaccinium vitis idaea*
Rubus saxatilis
Calamagrostis uralensis

II. Стадия отдельных круговин (IIа) и ковриков (IIв) листоватых лишайников.
Stadium einzelner Blattflechtenkolonien (IIa) und Blattflechtenrasen.

III. Стадия тонких (IIIа) и мощных (IIIв) ковров литофильных мхов.
Stadium der feinen (IIIa) und der mächtigen (IIIb) Rasen von lithophilen Moosen.

IV. Стадия гипновых мхов и корневищных растений.
Stadium der Hypnum-Moose und Wurzelstockpflanzen.

V. Стадия гипновых мхов, некорневищных растений и разрушения скального субстрата.
Stadium der Hypnum-Moose und wurzelstocklosen Pflanzen und der Zerstörung des Felsensubstrates.

VI. Рыхло-элювиальные лесные почвы на разрушенных скалах.
Lockere elluviale Waldböden auf zerstörten Felsen.

Начальные стадии полнее выражены на скалах южной, а конечные на скалах северной экспозиции. Так, в последнем случае первые ступени второй и третьей стадии не выражены

Благодаря тонкому физическому и химическому механизму, описанному Б. Б. ПОЛЫНОВЫМ (1956), в центре отдельных круговин *Parmelia centriphuga* образуются небольшие выщерблённости скального субстрата. В них обнаруживаются скопления отдельных мелких зерен мелкозема. Под ковриками лишайников (IIв) эти выщерблённости, имеющие в глубину 1—1,5 мм, соединяются. Мелкозем образует местами сплошной слой, достигающий в толщину иногда 3—4 мм. В начале освоения субстрата *Hedwigia ciliata* — его ризоиды прикреплены к горной породе. В мощных ковриках (IIIв) этот мох растет на скоплениях мелкозема и детрита толщиной до 3 см. Мелкозем целиком заполняет пологие чашеобразные углубления скального субстрата, имеющие глубину до 1—1,5 см и располагающиеся в центре дерновинок мха. Под гипновыми мхами и корневищными растениями (IV) также не происходит заметного разрушения скального субстрата, но накапливается мощный слой (до 5 см) торфянистых растительных остатков и грубого гумуса (рис. 8.). Интенсивное разрушение горной породы наступает лишь одновременно с поселением некорневищных растений (V). Мощность тонко-гумусного слоя достигает 6—7 см. Под ним лежит местами слой выщелоченного минерального рухляка (мощность 1—4 см). Наконец, на контакте

с плотной породой обнаруживается тонкий иллювиальный гумусный слой. Общая мощность почвы колеблется от 5 до 15, а местами 20 см.

Описанные типы наскального почвенно-растительного покрова могут рассматриваться как серия миниатюрных элементарных ландшафтов. Так как каждый из них занимает площадь всего лишь от нескольких квадратных дециметров до нескольких квадратных метров, то будет правильнее именовать их не фациями, а микрофациями[2]). Отличительной чертой этих молодых микрофаций является их диффузность, а также тенденция к постепенному слиянию отдельных пятен. От одной микрофации к другой мощность пленочных почв нарастает, но достаточный вертикальный градиент условий существования беспозвоночных устанавливается лишь на последней стадии их развития (V). Только здесь появляются стации переживания и возможность вертикальных миграций. Однако, почва делается плотной, а полости внутри нее мелкими, что затрудняет передвижение животных. Закономерно меняются и температурные условия. Под ковриками лишайников температура днем достигает по нашим измерениям + 40° и на 8—10° выше, чем в развитой почве у подножия скал. Под *Hedwigia ciliata* (IIIв) она выше, чем в развитой почве, всего на 2—3°, а в наскальных почвах последней стадии развития (V) не отличается от таковой в развитых. То же относится и к влажности. Под лишайниками она приблизительно в пять раз выше, чем в развитых почвах, на третьей стадии только в два раза, а на пятой даже выше, чем в развитых.

Существенно, что вплоть до середины третьей стадии заметным, но совершенно необычным для почвообитающих животных экологическим фактором является свет. Так, лишайники по нашим измерениям пропускают около 9% рассеянного солнечного света. Условия питания детритофагов и хищников, а вслед за ними и фитофагов также делаются все более разнообразными.

Таким образом, в ходе развития наскальных почв условия жизни почвообитающих животных делаются из экстремных и колеблющихся все более благоприятными и постоянными.

Ряд наблюдений свидетельствует, что более развитые фации постепенно вытесняют менее развитые. Так постоянно можно наблюдать отмирание накипных лишайников под слоевищами листоватых. На рис. 2 и фотографии 2 можно видеть, как обосновавшаяся в центре каменной глыбы дернина *Hedwigia ciliata* оттеснила к краям камня листоватые и накипные лишайники. По рис. 3 и фотографии 5 можно судить о постепенном вытеснении к краям скальной глыбы гипновыми мхами, литофильного *H. ciliata* и листоватых лишайников. Этот процесс не является автономным, а зависит от окружающего биоценоза. На фотографии 2 можно видеть, насколько *H. ciliata* в отличие от лишайников способствует накоплению древесного опада. Опад иногда накапливается и без участия мхов, что приводит к независимому от литофильной растительности образованию пленочных почв. В целом же вопрос о механизме взаимодействия литофильных ассоциаций растений представляется весьма сложным и заслуживает специального изучения. Поэтому описанные микрофации можно считать стадиями одного процесса лишь условно.

Гранитные скалы имеют форму уступчатых пирамид. Микрофации с лишайниками и *H. ciliata* располагаются чаще на вершинах этих пирамид, а наиболее развитые микрофации — на нижних уступах (рис. 4 — 10.). У подножия скал располагаются мелкопрофильные, бедные гумусом разности бурых горно-лесных почв. На них развит низкобонитетный бор-зеленомошник. Эта фация условно обозначается нами индексом VI (рис. 10.). Склоны скалистых гряд заняты периодически влажными травянисто-папоротниковыми сосняками с моховым покровом. Под ними развиты типичные бурые лесные почвы среднего механического состава (VII). Нижние части склонов часто переходят в ложбины стока, поросшие в верхней части влажным травянистым березово-сосновым лесом с

---

2) Следуя Н. А. СОЛНЦЕВУ (1949), мы понимаем под фацией такой участок территории, на котором сохраняется однородный почвенно-растительный покров и водно-климатический режим и который располагается в однородных геолого-геоморфологических условиях.

ложбин заняты мощными аккумулятивными лугово-черноземными почвами под сочной и высокой разнотравно-злаковой растительностью (IX). В конце ложбин мы находим весьма сырые заросли ольхи на торфянистых аллювиально-болотных почвах со следами оглеения (X). Тесная генетическая связь серии фаций на рыхлых продуктах выветривания и скальных микрофаций была отмечена

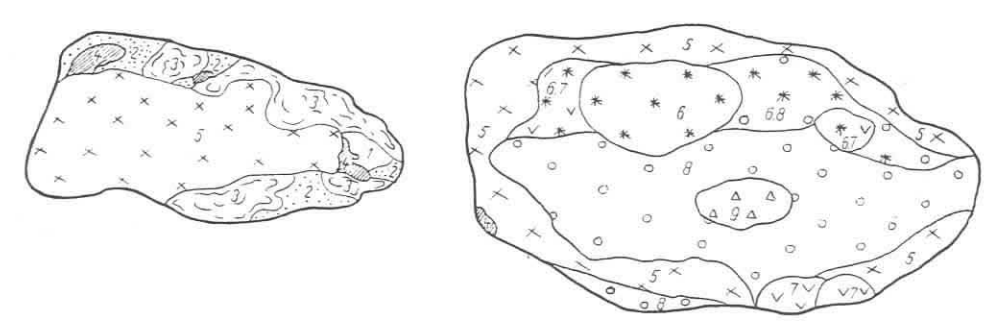


Рис. 2, 3. Ассоциации лишайников и мхов на камнях [Масштаб 1 : 40].
Abb. 2 und 3. Flechten- und Moosassoziationen auf Steinen [Maßstab 1 : 40].

Унловысе обозначения. Bezeichnungen:

1 Свободная поверхность камня. Freie Steinoberfläche.

2 Накипные лишайники. Krustenflechten. (*Phizocarpon* sp.).

3 Листоватые лишайники. Blattflechten (*Parmelia centriphuga*).

4 Мох. Moos. *Tortula* sp.

5 Мох. Moos. *Hedwigia ciliata*.

6 Мох. Moos. *Polytrichum piliferum*.

7 Кустистые лишайники. Strauchflechten (*Cladonia sylvatica* etc.)

8 Мох. Moos. *Pleurozium Schreberi*.

9 Мох. Moos. *Dicranum undulatum*.

Б. Б. ПОЛЫНОВЫМ. Он писал: «Картина формирования таких (развитых, И. С.) почв становится весьма наглядной, если проследить внимательно всю местность, начиная от выхода скалистых обнажений и кончая заросшими травой и лесом склонами с этими почвами. Мы убеждаемся тогда, что формирование таких профилей происходит, главным образом за счет погребения щебня мелкоземистым материалом, снесенным с поверхности скал . . .» (ПОЛЫНОВ, 1956, стр. 398). Вероятно, на участках, ныне расчлененных ложбинами, некогда поднимались склоны с типичными бурыми почвами. Еще раньше на их месте возвышались скалы, покрытые, а затем разрушенные литофильной растительностью при содействии атмосферных факторов. Таким образом, весь описанный ряд



Рис. 4. Участок скал северной экспозиции.
Abb. 4. Nördliche Exposition der Felsen.



Рис. 5. Обрастание гранита накипными лишайниками (I) и круговинами *Parmelia centriphuga* (IIa). В центре тонкий коврик мха *Hedwigia ciliata*, задерживающий древесный опад.
Abb. 5. Die Bewachsung des Granits von Krustenflechten (I) und von *Parmelia centriphuga* (IIa). In der Mitte ein dünner Moosrasen (*Hedwigia ciliata*), der das Fallaub festhält.

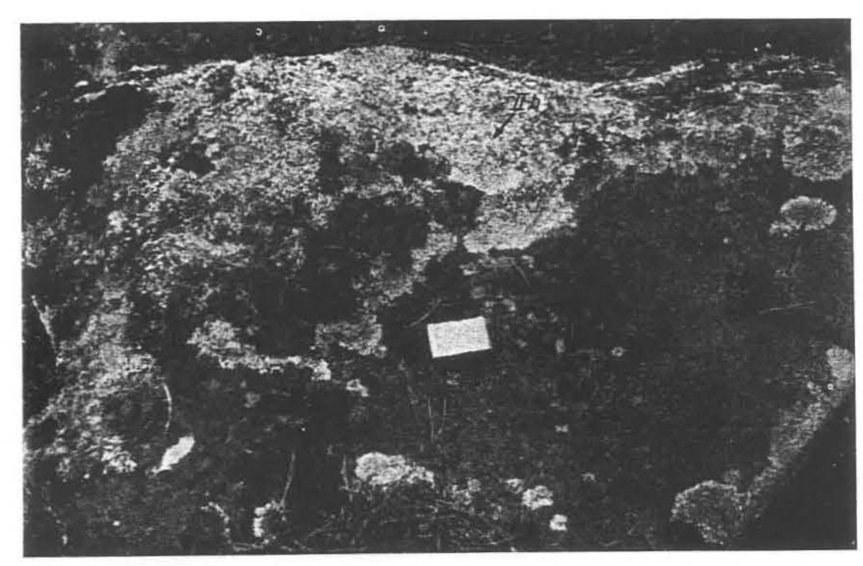


Рис. 6. Коврик *Parmelia centriphuga* (IIв), образованный за счет слияния отдельных круговин этого лишайника (IIa).

Abb. 6. *Parmelia centriphuga*-Rasen (IIb), der durch „Zusammenfließen" von einzelnen Flechtenkolonien [„Flechtenpflastern"] entstanden ist (IIa).



Рис. 7. Мощные коврики *Hedwigia ciliata* (IIIв) и *Parmelia centriphuga*. (IIв). Сосудистые растения по трещине.

Abb. 7. Dichte Polster von *Hedwigia ciliata* (IIIb) und von *Parmelia centriphuga* (IIb). Im Spalt — Gefäßpflanzen.



Рис. 8. Ковер гипновых мхов на скале северной экспозиции (IIIс). По краю камня видны листоватые лишайники.

Abb. 8. Teppich von Hypnum-Moosen auf dem Felsen der nördlichen Exposition (IIIc). Am Felsenrand sind Blattflechten zu sehen.



Рис. 9. Гипновые мхи с корневищными растениями (IVв). На вскрытом участке виден почти неразрушенный скальный субстрат.

Abb. 9. Hypnum-Moose mit Wurzelstockpflanzen (IVb). Auf dem entblößten Abschnitt ist fast unzerstörtes Felsensubstrat zu sehen.

почвами, переходными от лесных к лугово-черноземным (VIII). Нижние части микрофаций и фаций, вероятно, является пространственным выражением временно̀й эволюции ландшафта и его почв, а вместе с тем и их животного населения.

4 МЕТОДИКА СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА.

Все исследовавшиеся участки располагаются на одной линии, протяженностью 1,5 км (рис. 10). На этих участках в почве и в подстилочномоховом ярусе нами учитывались клещи (Acari) и ногохвостки (Collembola), объединяемые нами в группу микроартропод. Все остальные почвообитающие беспозвоночные, включая Enchytraeidae, Lumbricidae, Myriopoda, личинок и взрослые фазы крылатых насекомых (Insecta-Pterygota), условно объединены в группу «мезофауна» (в понимании ГИЛЯРОВА, 1941).

Для учета мезрофауны использовалась послойная ручная разборка почвы (ГИЛЯРОВ 1941) до максимальной глубины ~ 30 см с помощью налобной 2,5 кратной лупы. В развитых почвах размеры учетных площадок были 50 см х 50 см, т. е. 0,25 м², а их количество в каждой фации колебалось от 6 до 9. Как известно, в лесных почвах даже 6—7 площадок по 1/8 м² обеспечивают репрезентативность не менее 90% (Dudich, Balogh, Loksa, 1952). В наскальных микрофациях, благодаря их малой площади, приходилось брать площадки в 5—10 дм², с тем, однако, чтобы суммарная их площадь была не менее 0,5 м². В последствии все полученные цифры пересчитывались на площадь в 1 м².

Учет микроартропод проводился в период с наиболее стабильной погодой (июнь-июль). В таблицах приведены данные только за 1959 год. Пробы почвы брались специальным буром площадью 1 дм². С поверхности скал мелкозем удалялся мягкой кистью. Толщина монолита зависела от мощности почвы и подстилки, но не превышала 8,5 см. в каждой фации одновременно бралось 6, а в случае маломощных наскальных почв — 12 повторностей, что вполне обеспечивало 85—90-процентную достоверность (Ср. Gisin, 1944; Balogh, Dudich, Loksa, 1952). Суммарный объем всех проб из одной фации не менее 1,5 дм³, но и не более 5,5 дм³. Каждая повторность в отдельности в течение 72 часов обрабатывалась на обычных электрических термоэклекторах. При интерпретации средних данных учитывалась встречаемость видов во всех повторностях. Для получения сравнимых данных окончательные результаты пересчитывались на объем субстрата, равный 1 дм³.

Мы сознательно отказались от послойного учета микроартропод, так как наблюдения при разных погодных условиях показали, что все они постоянно перемещаются по всему миниатюрному вертикальному профилю наскальных микрофаций — от зоны контакта почвы с горной породой до верхней части дернин мха. Данные учето в микроатропод с помощью эксгаустера использовались для уточнения выводов, полученных на основании анализа эклекторных проб.

Нам не удалось определить все группы беспозвоночных с точностью до вида. Однако, просмотр материалов по клещам и некоторым другим группам компетентными специалистами показал, что в большинстве случаев роды представлены во всех пробах преимущественно, а иногда исключительно, одним видом. В связи в этим данные, например, по ногохвосткам и панцирным клещам оказываются вполне сравнимыми. Однако, систематическое разнообразие в одном случае означает количество видов, а в другом, количество родов и т. д. Таким образом, эти данные по отдельным группам формально не поддаются объединению в показатель общего систематического разнообразия.

Для экологической характеристики населения ногохвосток, панцирных клещей и представителей т. н. »мезофауны« мы широко использовали представление о жизненных формах, именуемых также морфо-экологическими комплексами видов. Роль каждого из комплексов оценивалась по суммарному удельному обилию входящих в него видов от общего обилия животных данной систематической группы в каждой фации. Именно морфоэколого-адаптивные особенности, общие для целой группы подчас систематически далеких видов, являются наиболее чутким реагентом на изменение условий среды. Вследствие биотопического викарирования разных видов одного морфоэкологического комплекса увеличивается количество общих признако в сообществ даже далеких друг от друга. В то же время обширный зоологический материал приобретает вполне обозримую лаконичность.

В основу примененной классификации жизненных форм положены представления, сформулированные Krausse, 1928; Т. Г. ГРИГОРЬЕВОЙ, 1950; Gisin, 1954; Bockemühl, 1956; Klima, 1956. Названные авторы разделяют микроартропод на группы, главным образом, по комплексу признаков, являющихся адаптациями к обитанию на разных глубинах. В этом отношении мы разделяли ногохвосток на поверхностный морфоэкологический

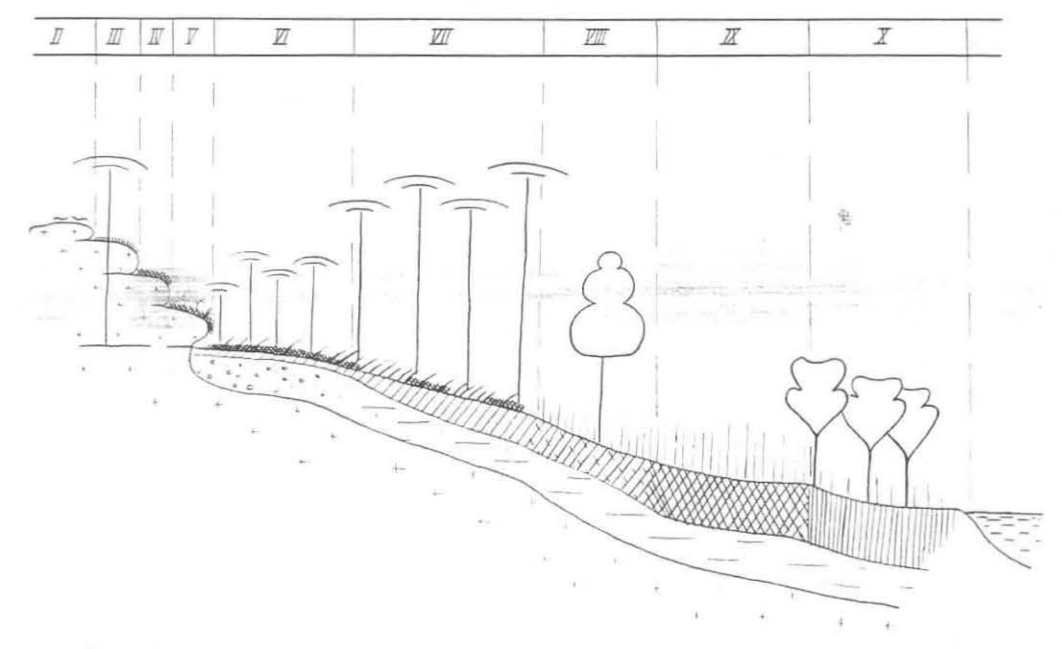


Рис. 10. Микроландшафтный профиль исследованного участка.
Abb. 10. Profil der untersuchten Kleinlandschaft.

комплекс (эпиэдафон иностранных авторов), подстилочный комплекс (или верхний гемиэдафон), подстилочно-почвенный (нижний гемиэдафон), верхне-почвенный (верхний эуэдафон) и нижнепочвенный (нижний эуэдафон). Приведенное разделение оказывается в основном применимым и к остальным группам почвообитающих беспозвоночных. У орибатид, равно как и у макроартропод два последних комплекса пока разделить не удалось. У Lumbricidae выделяются только подстилочно-почвенный и глубоко-почвенный комплекс. Не панцырных клещей, и то только некоторые виды, можно разделить лишь на подстилочных и почвенных. Подробная морфоэкологическая характеристика жизненных форм дается в описаниях сообществ.

5 ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПРИМИТИВНЫХ ПОЧВ НА СКАЛАХ

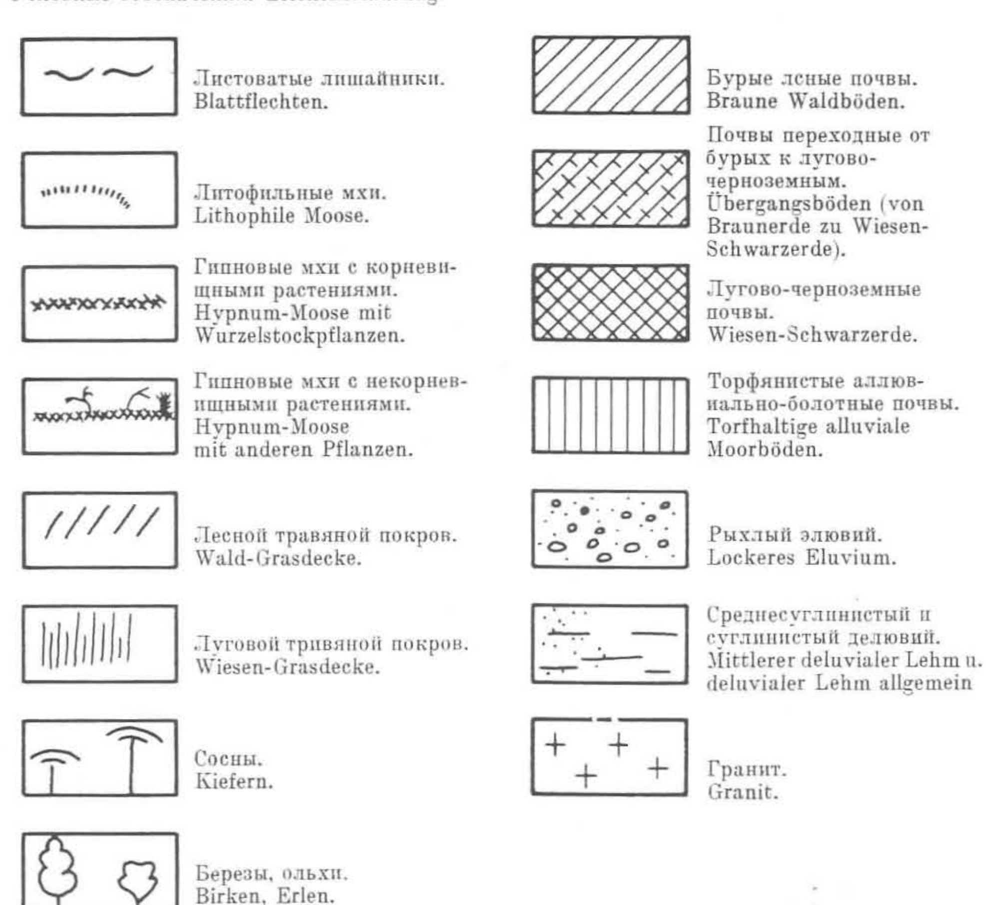
5.1. Общаля характерисика

Сукцессионное развитие населения беспозвоночных наскального почвенно-растительного покрова идет с большой скоростью. Оно как бы опережает развитие самих почв. Еще до разрушения скал население примитивных почв (V) достигает уровня, близкого к таковому в наиболее развитых почвах на рыхлых продуктах выветривания (VII, IX). Это особенно заметно по соотношению обилия микроартропод и мезрофауны. (Табл. 1—5).

В связи с улучшением условий существования систематическое разнообразие почвообитающих беспозвоночных неуклонно увеличивается. Особенно быстро этот процесс происходит у панцырных клещей (Oribatei), несколько медленнее у ногохвосток (Collembola) и, наконец, у олигохет и макроартропод («мезофауна») (табл. 1—4).

Обилие беспозвоночных меняется гораздо сложнее. Обилие микроартропод (Acari и Collembola) вначале очень быстро нарастает. Уже под коврами мхов оно достигает абсолютного максимума (IIIв), а затем начинает быстро снижаться.

Условные обозначения. Zeichenerklärung.



II. Микрофация листоватых лишайников.
Mikrofazies von Blattflechten.

III. Микрофация литофильных мхов.
Mikrofazies von lithophilen Moosen.

IV. Микрофация гипновых мхов и корневищных растений.
Mikrofazies von Hypnum-Moosen und Wurzelstockpflanzen.

V. Микрофация гипновых мхов и некорневищных растений.
Mikrofazies von Hypnum-Moosen und wurzelstocklosen Pflanzen.

VI. Фация слаборазвитых почв на рыхлом элювии.
Fazies von schwach entwickelten Böden auf lockerem Eluvium.

VII. Фация бурых лесных почв на склоне.
Fazies von braunen Waldböden am Hang.

VIII. Фация переходных аккумулятивных почв в верхней части ложбин стока.
Fazies von akkumulativen Übergangsböden im oberen Teil der Abflußniederung.

IX. Фация аккумулятивных лугово-черноземных почв в нижней части ложбин стока.
Fazies von akkumulativen Wiesen-Schwarzerden im unteren Teil der Abflußniederung.

X. Фауия аккумулятивных аллювиально-болотных почв.
Fazies von akkumulativen Alluvial-Moorböden.

При этом как бы первую волну обилия образуют ногохвостки и непанцирные клещи, а вторую-панцирные клещи (Табл. 1—3). Обилие мезофауны, наоборот, долго остается на очень низком уровне, заметно повышаясь лишь в самом конце серии наскальных микрофаций (табл. 4). Высокая численность панцирных клещей и ногохвосток в пионерных микрофациях особенно бросается в глаза на скалах южной экспозиции.

Таким образом, обилие беспозвоночных в наскальных примитивных почвах по мере увеличения их возраста (в отличие от разнообразия) меняется не путем постепенного увеличения, а как бы в виде ряда последовательных волн.

Как известно, биотопы с экстремными условиями существования характеризуются ясным численным преобладанием нескольких видов (КАШКАРОВ, 1945). Чем выше степень господства вида, тем больше его т. н. индекс доминирования по обилию (БЕКЛЕМИШЕВ, 1961). Изменение величин индексов доминирования в серии наскальных микрофаций носит цикличный характер. Под листоватыми лишайниками доминируют несколько видов подстилочного комплекса. Их индексы составляют 81—95% (*Carabodes* spec., *Xenylla maritima*, Itonididae). В последующих микрофациях количество видов-доминантов увеличивается, но величина индексов заметно падает (19—40%). В конце серии величина индексов вновь возрастает (до 30—80%), но уже за счет некоторых представителей подстилочно-почвенного и почвенного комплексов. Это свидетельствует о том, что в начале развития наскальных почв условия благоприятны только для некоторых подстилочных форм и не благоприятны для всех остальных видов. В конце же развития они вновь в целом мало благоприятны для большинства видов и соот ветствуют экологическому стандарту лишь немногих, но уже почвенных форм

Лишь немногие роды и виды представлены на всех стадиях развития наскальных почв (*Bdella*, *Ceratoppia*, *Pelops*, *Xenylla maritima*, *Willowsia buski*). Подавляющее большинство из них специфичны лишь для нескольких стадий. В обоих случаях изменение их обилия по микрофациям демонстрирует четкую приверженность этих форм к определенному возрастному классу наскальных почв. Наконец, обнаруживается целый ряд форм, специфичных только для определенных стадий. Таковы: *Veigaia* и *Raphigathus*, *Eporibatula* и *Oribotritia*, а из ногохвосток *Anuophorus laricis*, *Lepidocyrtus cyaneus*, *Onychiurus sibiricus*, *Mesaphorura krausbaueri*. (табл. 1—4). Все это дает право говорить о ясной систематической специфичности животного населения наскальных микрофаций. Состав населения ступеней одной стадии весьма близок. Различия между стадиями, напротив, очень резки, особенно на скалах южной экспозиции. Таким образом, изменения животного населения наскальных почв по мере увеличения их возраста происходят не плавно, а в форме следующих друг за другом скачков.

Ступенчатый характер изменения животного населения особенно наглядно проявляется при количественном анализе изменения спектров жизненных форм (табл. 5). Население микрофаций лишайников (I—IIв) состоит почти исключительно из представителей подстилочного морфоэкологического комплекса, хотя на скалах северной экспозиции эта особенность и несколько завуалирована. Под *Hedwigia ciliata* и тонкими коврами *Hypnum Schreberi* (IIIa—IIIc) складывается подстилочно-почвенный комплекс и возникает почвенный. Особенно быстро эти изменения происходят на скалах северной экспозиции. В микрофациях мощных ковров гипновых мхов и мхов с корневищными растениями (IVa—IVв) начинается обеднение подстилочного комплекса, который как бы вытесняется на этот раз не только подстилочно-почвенным, но и верхне-почвенным. Наконец, на стадии гипновых мхов, некорневищных растений и интенсивного разрушения скального субстрата (V) существенный элемент населения составляет нижне-почвенный комплекс. В составе верхне-почвенного комплекса заметную роль начинают играть представители «мезофауны».

Итак, ведущая роль последовательно переходит от одного комплекса к другому. Первый поток поселенцев составляют подстилочные формы. Следующую волну образуют подстилочно-почвенные. И, наконец, роль первых двух комплексов вуалируется обилием типично почвенных форм.

Таким образом, по мере увеличения возраста почвы в ней последовательно возникают комплексы беспозвоночных, связанные со все более и более глубокими горизонтами. При этом формирование животного населения начинается с комплексов, связанных с верхними горизонтами, которые, как показал М. С. ГИЛЯРОВ (1953), являются наиболее типичными для каждого географического типа почв.

Виды, входящие в одну жизненную форму, имеют различную систематическую принадлежность, но отличаются общими чертами морфологии и экологии. Это определяет общность морфоэкологического характера животного населения почв с одинаковым возрастом (табл. 1—5).

Для микрофаций лишайников (I—IIв) наиболее типичны представители подстилочного, а также поверхностного морфо-экологических комплексов *Bdella*, *Carabodes*, *Eporibatula*, *Epidamaeus*, *Xenylla maritima*, *Willowsia buski* и личинки Itonididae. Они имеют широкую форму тела и не способны пользоваться узкими почвенными полостями. Все названные животные отличаются интенсивной красной, краснокоричневой, фиолетовой и лиловой пигментацией, часть из них имеет отлично развитые глаза. Эти особенности следует связывать с обилием света под слоевищами лишайников. Многие из указанных животных имеют плотные скульптурированные покровы. По литературным данным, касающимся ногохвосток (NORDBERG, 1936; AGRELL, 1941; GISIN, 1943; BOCKEMÜHL, 1956) и орибатид (VAN DER DRIFT, 1951; KNÜLLE, 1957) эти формы, связанные с засушливыми местами обитания, обладают высокой ксеро-и термоустойчивостью и, наконец, положительно фототропичны. Эти эколого-физиологические особенности соответствуют характерным для данной микрофации резко колеблющимися условиями высокой температуры и низкой влажности, а также отсутствию стаций переживания. Интересно попутно отметить, что, например, у *Isotoma viridis* даже внутривидовые формы, отличающиеся фиолетовой окраской, термоустойчивее прочих (AGRELL, 1941).

В маломощных моховых коврах (IIIa—IIIc) названные морфо-экологические особенности выражены не столь резко. Так, здесь нужно отметить появление или возрастание обилия крупных Lithobiidae, частично депигментированного клеща из рода *Eupodes*, более гигрофильных, по данным RIHA (1951), чем *Carabodes*, *Porobelba* и *Eremaeus* и, наконец, слабо окрашенного и в нашей популяции часто слепого *Sminthurinus aureus* (есть данные о приуроченности этого вида к холодному времени года (VOLZ, 1934).

В последней группе (IIIa—IIIc) микрофаций обнаруживается обильный подстилочно-почвенный морфоэкологический комплекс. Входящие в него виды отличаются малыми размерами, а у ногохвосток и вытянутой формой тела, значительной депигментацией, частичной редукцией глаз. Таковы виды родов *Zercon*, *Oppia*, обычно связанные в развитых почвах с нижними слоями подстилки и мало засухоустойчивые (NORDBERG, 1936; VAN DER DRIFT, 1951; HAARLØV, 1960). Слегка окрашены и личинки Tendipedidae. Среди ногохвосток по своей морфологии наиболее типичны *Folsomides angularis*, *Tomocerus minutus*. В следующей микрофации (IVa) эти признаки выражены еще более резко. Так, здесь появляются Lumbricidae, а *Folsomides angularis* заменяется *Folsomia quadrioculata*, которая имеет еще более редуцированные глаза, вытянутое тело и большой постантеннальный орган. Наконец, на последней стадии развития наскальных

Табл. 1. Обилие клещей (Acari) за исключением панцирних клещей (Oribatei) на 1 $дм^3$
Tabelle 1. Populationsdichte der Milben (Acari) mit Ausnahme der Hornmilben (Oribatei) pro dm^3

Acari без (ohne) Oribatei	без Скалы южной экспозиции и их подножья Felsen der südlichen Exposition und Fuß der Felsen							
	I-й цикл 1. Zyklus				2-й цикл 2. Zyklus			3-й цикл 3. Zyklus
	IIa	IIb	IIIa	IIIb	IVb_1	IVb_2	V	VI
Число родов Gattungszahl	2	6	8	9	10	9	15	13
Общее обилие gesamte Populationsdichte	25,0	174,0	67,9	75,0	66,3	50,4	39,8	36,8
Bdella	7,5	14,0	11,2	21,8	2,4	3,4	3,0	2,8
Eupodes	17,5	2,0	11,8	22,4	20,7	3,0	0,9	1,1
Nanorchestes	—	16,0	4,2	—	9,2	—	0,4	—
Lercon	—	—	5,9	5,0	21,4	15,6	11,1	2,9
Erythraeus	—	—	—	0,8	—	—	—	0,2
Lasioseus s. str.	—	—	—	8,4	3,7	—	7,2	1,4
Cyrtolaelops	—	—	—	7,0	1,0	7,0	6,1	8,5
Cunaxa	—	—	—	0,8	0,4	—	0,2	1,0
Ragidia	—	—	—	—	3,1	1,6	1,0	4,2
Veigaia	—	—	—	—	—	17,6	—	—
Hypoaspis	—	—	—	—	—	0,2	—	—
Raphigathus	—	—	—	—	—	0,6	0,1	3,8
Thydeus	—	—	—	—	—	—	3,5	—
Balasium	—	—	—	—	—	—	—	0,9
s. g. *Lercoseius*	—	—	—	—	—	—	—	—
Trachytes	—	—	—	—	—	—	—	—
Uropodinae	—	—	—	—	—	—	—	—

Условные обозначения:
1-й цикл — цикл пионерных примитивных сообществ беспозвоночных.
2-й цикл — цикл относительно развитых наскальных сообществ.
3-й цикл — цикл сообществ беспозвоночных в фациях рыхло-элювиальных почв.
4-й цикл — цикл животного населения развитых умеренно-влажных почв.
5-й цикл — цикл населения беспозвоночных в заболоченных почвах.
IIa — отдельные диски листового лишайника *Parmelia centriphuga*.
IIв — сплошные коврики того же лишайника.
IIIa — тонкие коврики мха *Hedwigia ciliata*.
IIIв — мощные коврики того же мха.
IIIc — маломощные коврики гипновых мхов.
IVa — мощные ковры гипновых мхов.
$IVв_1$ — фрагментарный покров гипновых мхов и корневищных растений.
$IVв_2$ — сплошной покров тех же растений.
V — покров гипновых мхов, корневищных и некорневищных растений на разрушающемся скальном субстрате.
VI — рыхло-элювиальные слабо развитые почвы у подножия скал.
VII — бурые лесные суглинистые почвы соснового леса.
VIII — почвы, переходные к лугово-черноземным, под разреженным березово-сосновым лесом в верхней части ложбин стока.
IX — лугово-черноземные почвы под луговой растительностью в нижней части ложбин стока.
X — болотные почвы со следами оглеения, под ольховым лесом.

Примечание:
Помимо указанных в таблице в обследованных почвах обнаружены также представители следующих родов: *Dendrolaelaps*, *Hypoaspis*, *Typhlodromus*, *Trachytes*, *Cyta*, *Speleorchestes*, *Bryobia*, *Leptus*, *Balaustium*, *Trombidiidae* Все они входят в состав общего обилия.

субстрата в наскальных и развитых почвах.
Substrat in Felsenböden und in entwickelten Böden.

Скалы северной экспозиции и их подножья Felsen der nördlichen Exposition und Fuß der Felsen							Развитые почвы на склоне с-з экспозиции entwickelte Böden am nordwestlichen Hang			
1-й цикл 1. Zyklus			2-й цикл 2. Zyklus			3-й цикл 3. Zyklus	4-й цикл 4. Zyklus			5-й цикл 5. Zyklus
IIb	IIIb	IIIc	IVa	IVb_2	V	VI	VII	VIII	IX	X
5	7	9	10	11	10	13	10	11	9	13
28,0	49,1	62,3	12,3	61,4	59,4	111,6	11,6	67,2	115,8	37,4
2,0	15,2	2,9	3,9	6,0	1,2	0,9	1,1	—	—	—
—	—	0,7	—	2,4	1,8	1,4	3,3	0,2	0,6	0,6
—	8,0	46,8	—	—	—	0,2	—	—	—	—
16,0	9,5	5,4	3,4	3,3	20,7	9,6	0,2	6,5	15,6	3,6
—	—	0,7	0,3	—	—	—	—	0,2	—	—
—	—	0,7	1,1	—	—	—	—	—	—	—
—	3,8	0,7	1,1	31,2	7,4	9,4	7,8	21,2	10,2	12,8
—	—	—	—	—	2,2	—	0,4	—	—	—
—	1,1	—	0,8	3,0	4,8	1,0	3,3	2,6	22,8	1,2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	19,2	0,3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2
—	—	—	0,3	—	—	1,0	0,3	—	—	0,4
—	—	—	—	—	2,2	—	0,4	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	7,8	3,8	29,3	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	0,7	2,0	4,2	3,0
—	—	—	—	—	—	—	—	33,9	—	4,4

Bezeichnungen:

1. Zyklus = Zyklus der primitiven Pioniergemeinschaften der Wirbellosen.
2. Zyklus = Zyklus der relativ entwickelten Gemeinschaften auf Felsen.
3. Zyklus = Zyklus der Wirbellosengemeinschaften in Fazien der lockeren eluvialen Böden.
4. Zyklus = Zyklus der Tierwelt in entwickelten mäßig feuchten Böden.
5. Zyklus = Zyklus der Wirbellosenbevölkerung in Moorböden.

IIa = Einzelne Scheiben von Blattflechten (*Parmelia centriphuga*).
IIb = Zusammenhängende Polster derselben Flechten.
IIIa = Dünne Moospolster (*Hedwigia ciliata*).
IIIb = Mächtige Polster desselben Mooses.
IIIc = Schwache Polster von Hypnum-Moosen.
IVa = Mächtige Polster von Hypnum-Moosen.
IVb_1 = Fragmentarische Decke aus Hypnum-Moosen und Wurzelstockpflanzen.
IVb_2 = Geschlossene Decke aus denselben Pflanzen.
V = Felsendecke aus Hypnum-Moosen, Wurzelstockpflanzen und wurzelstocklosen Pflanzen auf dem verwitternden Felsensubstrat.
VI = Lockere eluviale, schwach entwickelte Böden am Felsenfuß.
VII = Braune Lehmböden im Kiefernwald.
VIII = Übergangsböden zu den Wiesen-Schwarzerden unter dem lichten Birken-Kiefern-Wald im oberen Teil der Abflußniederung.
IX = Wiesen-Schwarzerde unter Wiesenvegetation im unteren Teil der Abflußniederung.
X = Moorböden mit Gleyspuren unter dem Erlenwald.

Anmerkung: Außer den in der Tabelle genannten Vertretern sind im Boden auch Vertreter folgender anderer Gattungen gefunden worden: *Dendrolaelaps*, *Hypoaspis*, *Typhlodromus*, *Trachytes*, *Cyta*, *Speleorchestes*, *Bryobia*, *Leptus*, *Balaustium*, *Trombidiidae*. Alle sind in der gesamten Populationsdichte mit einberechnet.

Табл. 2. Обилие панцирных клещей (Oribatei) на 1 дм³
Tabelle 2. Populationsdichte der Hornmilben pro 1 dm³

	Скалы южной экспозиции и их подножья Felsen der südlichen Exposition und Fuß der Felsen							
	1-й цикл 1. Zyklus				2-й цикл 2. Zyklus			3-й цикл 3. Zyklus
	IIa	IIb	IIIa	IIIb	IVb_1	IVb_2	V	VI
Число родов Zahl der Oribatiden-Gattungen	5	14	18	14	18	22	25	20
Общее обилие gesamte Populationsdichte Oribatei	692,5	486,0	1425,4	1574,7	289,7	169,4	251,7	234,4
Eporibatula	657,5	—	—	—	—	—	—	—
Fuscozetes	—	—	—	—	—	—	—	—
Peloptulus	—	—	—	—	1,0	8,0	—	3,2
Oribotritia	—	—	—	—	—	1,0	0,7	—
Allodamaeus	5,0	—	—	—	—	—	—	—
Zygoribatula	5,0	—	—	2,8	—	—	7,9	—
Phthiracarus	5,0	4,0	—	—	1,0	0,2	6,5	8,0
Pelops	25,0	—	51,9	12,6	1,7	18,0	2,3	2,4
Ceratoppia	0,3	4,0	16,5	11,2	4,4	3,4	5,8	0,4
Oppia	—	2,0	116,2	331,8	42,5	25,0	71,9	69,6
Liebstadia	—	14,0	14,8	—	—	—	0,6	—
Carabodes	—	408,0	118,0	47,0	54,4	0,6	5,2	6,3
Tectocepheus	—	4,0	87,3	19,6	2,7	2,2	3,2	4,5
Camisia	—	4,0	56,0	—	2,4	2,6	2,3	2,1
Eremaeus	—	16,0	437,8	238,0	45,9	9,4	6,5	9,4
Scheloribates	—	18,0	163,4	231,8	26,5	15,0	27,9	20,3
Epidamaeus	—	4,0	13,8	287,0	10,2	4,2	0,7	4,3
Galumna	—	2,0	33,1	84,0	31,6	—	3,3	0,1
Gymnodamaeus	—	2,0	8,9	7,0	20,4	31,0	14,9	16,1
Trhypochthonius	—	—	6,5	—	0,4	3,8	2,3	1,4
Nothrus	—	—	0,6	30,2	—	5,0	11,7	1,4
Porobelba	—	—	3,5	23,8	7,8	15,4	3,5	3,8
Spatiodamaeus	—	—	0,6	—	—	—	0,4	—
Oribatula	—	—	—	—	2,4	—	0,9	—
Heminothrus	—	—	—	—	2,4	1,0	1,1	0,2
Notaspis	—	—	—	—	—	18,6	2,1	—
Ceratozetes	—	—	—	—	—	0,2	1,4	13,3
Hypochthonius	—	—	—	—	—	0,6	—	—
Trimalaconothrus	—	—	—	—	—	—	—	—
Platynothrus	—	—	—	—	—	—	—	—
Trichoribates	—	—	—	—	—	—	—	—

Условные обозначения — см. табл. 1.

Примечание: Помимо указанных в таблице, в обследованных почвах обнаружены представители следующих родов *Malaconothrus*, *Suctobelba*, *Passalozetes*, *Xenillus*, *Punctoribates*, *Cultroribula*, *Trichoribates*, нимфы Oribatei и некоторые неопределенные формы. Все они включены в общее обилие Oribatei

субстрата в наскальных и развитых почвах.
Substrat in Felsenböden und in entwickelten Böden.

Скалы северной экспозиции и их подножья Felsen der nördlichen Exposition und Fuß der Felsen							Развитые почвы на склоне с-з экспозиции Entwickelte Böden am nordwestlichen Hang			
1-й цикл 1. Zyklus			2-й цикл 2. Zyklus			3-й цикл 3. Zyklus	4-й цикл 4. Zyklus			5-й цикл 5. Zyklus
IIb	IIIb	IIIc	IVa	IVb_2	V	VI	VII	VIII	IX	X
22	21	18	19	15	19	17	12	19	18	18
900,0	256,5	426,6	330,8	1015,5	306,0	1084,6	82,5	131,4	254,4	98,3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	0,3	1,1	—	—	—
100,0	11,8	—	7,0	—	—	0,5	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	1,1	6,2	—	—
20,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	1,1	—	4,5	69,7	57,2	—	6,6	—	—	—
—	—	—	12,9	13,5	10,8	12,0	13,2	14,3	10,8	0,1
34,0	4,2	6,1	6,2	11,6	2,6	4,3	—	—	1,2	0,1
16,0	9,9	4,3	14,0	1,2	0,5	0,5	—	1,6	—	0,1
20,0	39,1	11,9	113,3	416,3	145,4	606,0	141,2	43,0	115,2	53,2
—	0,8	1,8	0,6	—	—	—	1,1	—	—	—
186,0	9,9	1,8	11,2	81,4	0,2	17,3	6,6	0,7	1,8	—
14,0	18,6	3,4	1,7	246,3	0,3	36,5	1,1	0,9	2,4	6,6
4,0	9,5	14,4	11,1	—	—	0,7	0,4	1,3	0,6	0,8
74,0	60,8	82,8	10,6	2,3	—	25,0	26,8	4,0	1,8	—
82,0	17,1	14,4	67,5	4,5	11,4	73,9	22,7	13,9	42,0	0,8
138,0	13,7	65,9	16,2	30,0	13,2	8,6	6,6	9,1	18,0	3,7
—	2,7	0,7	4,2	28,5	8,6	5,8	8,8	2,2	9,6	0,8
—	—	—	—	—	—	—	1,1	—	1,2	—
6,0	0,4	—	—	—	—	0,3	—	—	—	—
4,0	—	—	—	1,8	—	—	2,2	3,9	—	2,1
74,0	16,3	47,9	7,0	46,5	0,2	1,9	1,4	0,3	1,2	0,1
16,0	2,7	6,1	2,5	—	1,0	—	8,1	0,2	1,2	—
—	—	—	13,7	—	—	—	—	—	—	—
10,0	19,0	7,2	—	—	—	—	—	—	—	—
4,0	0,8	44,3	—	—	3,0	—	1,0	0,9	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	22,2	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4
—	—	—	—	—	—	—	—	1,3	—	1,3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4

Bezeichnungen wie in der Tabelle 1.

Anmerkung: Außer den in der Tabelle genannten Vertretern wurden in den untersuchten Böden die Vertreter folgender Gattungen festgestellt: *Malaconothrus*, *Suctobelba*, *Passalozetes*, *Xenillus*, *Punctoribates*, *Cultroribula*, *Trichoribates* und Oribatei-Nymphen sowie einige unbestimmte Formen. Alle sind in der gesamten Populationsdichte mit einberechnet (Oribatei).

Табл. 3. Обилие первичнобескрылых насекомы (Protura, Collembola)
Tabelle 3. Die Populationsdichte der primär-flügellosen Insekten (Protura, Collembola)

	Скалы южной экспозиции и их подножья / Felsen der südlichen Exposition und Fuß der Felsen							
	1-й цикл I. Zyklus				2-й цикл II. Zyklus			3-й цикл III. Zyklus
	IIa	IIb	IIIa	IIIb	IVb_1	IVb_2	V	VI
Eosentomon sp. (Protura)	—	—	—	—	—	—	3,6	3,9
Чясло видов ~~Artenzahl~~ Collembola	3	4	6	8	11	11	16	17
Обилие Collembola на 1 дм³ Populationsdichte pro 1 dm³	237.5	1148.0	849,6	562.5	319.6	92.8	109,6	279,6
Anurophorus laricis Nic.	1.0	6,0	—	—	—	1.4	—	—
Xenylla maritima Tullb.	227.5	1124.0	754,0	450.8	277.1	39,4	1.3	1.3
Willowsia buski (Lubb.)	10.0	16.0	24.2	24.4	13.6	9,0	0.2	0.2
Entomobrya multifasciata Tullb. .	—	2.0	5.9	8.4	15,3	13,0	2,6	8.4
Lepidocyrtus cyaneus Tullb......	—	—	1,2	—	—	—	—	—
Sminthurinus aureus Lubb.	—	—	63.2	76.2	1.7	—	0.2	1.5
Isotoma viridis Bourl.	—	—	1.2	—	1.7	—	—	9.8
Folsomia quadrioculata Tullb. ...	—	—	—	0.8	1.0	20.6	33.8	108.2
Onychiurus armatus Tullb.	—	—	—	0.8	—	0.2	11.2	19.8
Tomocerus minutus Tullb.	—	—	—	0.8	1.7	—	1.7	1.2
Isotoma notabilis Schäff.	—	—	—	0.8	—	0.6	1.3	12.6
Lepidocyrtus lanuginosus (Gmel.).	—	—	—	—	3.1	1.4	0.1	0.2
Folsomides angularis (Axels.) ...	—	—	—	—	3.7	2.0	—	0.6
Arrhopalites pygmaeus (Wankkel)	—	—	—	—	0.4	—	1.7	0.2
Folsomia fimetaroides (Axels.) ...	—	—	—	—	—	0.2	9.1	1.4
Isotoma sphagneticola Linnan. ...	—	—	—	—	—	4.0	37.7	61.8
Onychiurus sp.	—	—	—	—	—	0.2	—	12.4
Mesaphorura krausbaueri Börn. ..	—	—	—	—	—	—	12.9	—
Neanura tetrophthalma (Stach.) ..	—	—	—	—	—	—	0.7	—
Neanura parva (Stach.)	—	—	—	—	—	—	1.4	—
Onychiurus octopunctatus Tullb. .	—	—	—	—	—	—	0.3	17.2
Onychiurus sibiricus Tullb.......	—	—	—	—	—	—	—	—
Entomobrya arborea Tullb.	—	—	—	—	—	—	—	—
Folsomia fimetaria (L.)	—	—	—	—	—	—	—	—
Micranurida anophthalmica Stach.	—	—	—	—	—	—	—	—
Brachystomella parvula Stach. ...	—	—	—	—	—	—	—	—
Ceratophysella armata (Nic.)	—	—	—	—	—	—	0.1	—
Hypogastrura socialis (Uzel.)	—	—	—	—	—	—	—	—
Schoetella ununguiculata (Tullb.).	—	—	—	—	—	—	—	—
Ceratophysella sigillata (Uzel.) ...	—	—	—	—	—	—	—	—
Hypogastrura sp.	—	—	—	—	—	—	—	—

Условные обозначения — см. таблицу 1.

Примечание: кроме указанных в таблице видов, в данных биотопах обнаружено еще 29 видов ногохвосток, которые по причине их малочисленности и локальному распределению в таблицу не включены. Они входят в общее число видов и в обилие.

на 1 дм³ субстрата в наскальных и развитых почвах.

pro 1 dm³ Substrat in Felsenböden und in entwickelten Böden.

Скалы северной экспозиции и их подножья Felsen der nördlichen Exposition und Fuß der Felsen							Развитые почвы на склоне с-з экспозиции Entwickelte Böden am nordwestlichen Hang			
1-й цикл 1. Zyklus			2-й цикл 2. Zyklus			3-й цикл 3. Zyklus	4-й цикл 4. Zyklus			5-й цикл 5. Zyklus
IIb	IIIb	IIIc	IVa	IVb$_2$	V	VI	VII	VIII	IX	X
—	—	—	—	—	—	—	—	0,7	—	—
4	8	9	16	11	18	15	11	10	15	17
410,0	451,8	97,2	61,6	430,5	266,4	299,1	143,0	53,2	89,2	72,2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
394,0	49,4	25,2	—	24,0	0,4	2,6	0,1	—	0,7	0,1
4,0	3,8	1,1	0,8	0,5	1,0	1,2	—	—	1,6	—
—	6,1	0,7	0,3	1,2	0,4	0,5	0,6	—	—	0,4
—	0,8	—	—	—	—	—	6,6	0,9	2,4	—
—	—	1,8	1,1	—	2,4	2,9	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	3,3
—	12,5	37,1	3,7	375,8	216,0	31,0	57,2	5,3	26,1	0,1
—	—	1,8	2,4	2,7	12,2	34,6	—	—	3,2	3,2
—	—	—	—	7,2	0,4	—	—	—	0,7	7 2
—	—	—	0,6	8,0	14,4	3,4	22,0	12,8	17,4	33,8
—	8,0	7,2	0,8	3,5	0,6	—	—	—	—	—
—	365,2	21,6	0,3	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	0,6	3,0	2,2	1,0	0,3	0,4	0,4	0,1
—	—	—	1,1	—	8,0	—	3,3	1,3	1,2	0,6
—	—	—	11.8	1,5	2,3	80,4	11,1	5,2	19,6	3,6
—	—	—	—	—	—	—	44,0	11,2	—	0,1
—	—	—	—	3,3	3,4	52,6	3,3	—	0,7	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	20,7	—	1,2	77,0	—	—	—	—
—	—	—	24,9	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	0,4	3,1	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	0,3	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	0,3	2,1	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	0,1	0,4	6,6
—	—	—	—	—	—	—	—	5,6	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	18,7	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	14,4	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,5

Bezeichnungen wie in der Tabelle 1.

Anmerkung: Außer den in der Tabelle genannten Arten wurden an den gegebenen Biotopen noch 29 Collembolen-Arten gefunden, die infolge ihrer geringen Anzahl und ihrer lokalen Verteilung in die Tabelle nicht aufgenommen worden sind. Sie sind in der gesamten Artenanzahl und in der Populationsdichte mit einberechnet.

Табл. 4. Обилие представителей мезофауны на 1 м² в наскальных и
Tabelle 4. Populationsdichte der Vertreter der „Mesofauna" pro 1 m²

	Скалы южной экспозиции и их подножья / Felsen der südlichen Exposition und Fuß der Felsen							
	1-й цикл 1. Zyklus				2-й цикл 2. Zyklus			3-й цикл 3. Zyklus
	IIa	IIb	IIIa	IIIb	IVb_1	IVb_2	V	VI
Общее обилие [gesamte Populationsdichte]	50,0	135,0	150,0	194,0	186,0	183,0	825,0	127,0
Diptera личинки [Larven]	20,0	100,0	80,0	80,0	88,0	83,0	50,0	35,0
Empididae	20,0	20,0	10,0	—	—	—	—	—
Itonididae	—	80,0	40,0	80,0	38,0	15,0	50,0	23,0
Tendipedidae	—	—	10,0	—	50,0	68,0	8,0	3,0
Tipulidae	—	—	10,0	—	—	—	—	—
Asilidae	—	—	—	—	—	—	—	6,0
Lycoriidae	—	—	—	—	—	—	—	—
Rhagionidae	—	—	—	—	—	—	—	—
Limoniidae	—	—	—	—	—	—	—	—
Myriopoda	—	—	30,0	20,0	25,0	5,0	55,0	13,0
Lithobiidae	—	—	30,0	20,0	25,0	5,0	35,0	11,0
Geophilidae	—	—	—	—	—	—	20,0	2,0
Polyzonium germanicum BRANDT.	—	—	—	—	—	—	—	—
Ostomatidae	—	—	105,0	35,2	—	—	—	104,0
Aranea	—	—	—	4,0	—	10,0	20,0	17,0
Elateridae	—	—	—	—	12,0	5,0	95,0	17,0
Prosternon tessellatum L.	—	—	—	—	12,0	—	45,0	11,0
Selatosomus aeneus L.	—	—	—	—	—	5,0	50,0	2,0
Athous niger L.	—	—	—	—	—	—	—	1,c
Dalopius marginatus L.	—	—	—	—	—	—	—	—
Enchytraeidae	—	—	—	—	—	55,0	140,0	17,0
Lumbricidae яйцевые коконы [Eierkokons]	—	—	—	—	—	15,0	210,0	4,0
Lumbricidae всего: [insgesamt]	—	—	—	—	—	—	20,0	3,0
неполовозрелые [geschlechtsunreif]	—	—	—	—	—	—	20,0	3,0
Allolobophora kazanensis (MICH.)	—	—	—	—	—	—	—	—
Eisenia nordenskiöldi (EISEN.)	—	—	—	—	—	—	—	—
Dendrobaena octaedra (SAV.)	—	—	—	—	—	—	—	—
Ortheziidae (*Newsteadia floccosa* DE GEER)	—	—	—	—	—	—	8,0	4,0
Carabidae личинки [Larven]	—	—	—	—	—	—	5,0	3,0
Harpalus quadripunctatus DEJ.	—	—	—	—	—	—	5,0	3,0
Platysma vulgare L.	—	—	—	—	—	—	—	—
Platysma cupreum L.	—	—	—	—	—	—	—	—
Staphylinidae имаго [Imago]	—	—	—	—	—	—	—	3,2
Dermestidae личинки [Larven]	—	—	—	—	—	—	—	—
Curculionidae	—	—	—	—	—	—	—	—

Условные обозначения — см. таблицу 1.

Примечание: в таблицу не включены Mollusca, *Reuterella hervinacula* (Copeognatha), Heteroptera, Coleoptera имаго, личинки следующих семейств и видов Rhaphidioptera, Cleridae, *Athous subfusus*, *Amara* sp., *Agonum thoreyi*, *A. muelleri*. Среди Staphylinidae в данных биотопах отмечено 17 видов, которые приурочены, главным образом, к ложбинам стока. Наиболее обычные среди них: *Staphylinus erythropterus*, *Oxypoda umbia*, *Stenus humellus*, *Plachusa tachyporus*, *Oxytelus nitidulus*, *Lathrobium brunnipes* и т. д.

развитых почвах (Oligochaeta, Myriopoda, Insecta pterygota.)
in Felsenböden und in entwickelten Böden.

Скалы северной экспозиции и их подножья / Felsen der nördlichen Exposition und Fuß der Felsen							Развитые почвы на склоне с-з экспозиции / Entwickelte Böden am nordwestlichen Hang			
1-й цикл / 1. Zyklus			2-й цикл / 2. Zyklus			3-й цикл / 3. Zyklus	4-й цикл / 4. Zyklus			5-й цикл / 5. Zyklus
IIb	IIIb	IIIc	IVa	IVb_2	V	VI	VII	VIII	IX	X
49,0	71,0	90,0	195,0	116,0	380,0	170,0	496,8	738,3	1018,5	459,0
5,0	25,0	20,0	45,0	15,0	30,0	18,0	48,0	153,4	56,3	37,0
—	—	—	—	—	—	—	6,0	4,0	—	4,0
5,0	20,0	10,0	45,0	10,0	10,0	16,0	22,0	6,5	1,2	—
—	5,0	10,0	—	—	10,0	—	—	1,2	—	2,0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,0
—	—	—	—	—	10,0	2,0	—	1,8	2,4	9,0
—	—	—	—	5,0	—	—	2,0	121,2	36,0	2,0
—	—	—	—	—	—	—	20,0	4,0	10,0	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,5	—
15.0	20.0	30,0	30,0	10,0	85,0	24,0	110,0	62,0	97,0	92,0
15,0	20,0	30,0	30,0	10,0	65,0	10,0	78.0	48,0	76,0	92,0
—	—	—	—	—	20,0	9,0	2,0	4,0	16,0	—
—	—	—	—	—	—	5,0	30,0	10,0	5,0	—
8,0	5,0	12,5	—	—	—	3.0	1,1	—	1,2	2,4
6,0	10,0	5,0	5,0	10,0	—	17,0	50,0	24,0	22,0	34,0
—	—	—	—	5,0	10,0	6,0	28,8	25,2	78,8	—
—	—	—	—	—	—	5,0	4,8	—	—	—
—	1,0	—	—	5,0	10,0	1.0	—	1,2	2,8	—
—	—	—	—	—	—	—	1,2	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	24,0	76,0	—
—	—	—	5,0	—	65,0	—	42,0	145,0	168,0	74,0
—	—	—	20,0	15,0	150,0	25,0	24,0	124,8	113.2	4,0
—	—	—	20,0	5,0	10,0	27.0	54,0	60,3	200.0	26,0
—	—	—	20,0	5,0	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	5,0	13.0	20,0	37,0	160,0	18,0
—	—	—	—	—	—	1.0	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	3.0	4,0	—	—	2,0
—	—	—	—	—	9,0	1.6	1,4	28,8	19,6	—
—	—	—	—	—	15,0	6,0	6.0	6,0	2.4	6,0
—	—	—	—	—	15,0	6.0	6,0	1,2	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	4,8	2.4	4,0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,0
—	—	5,0	—	—	5,0	10,0	16,0	17,2	24,0	6,0
3,0	—	3,5	8,5	—	—	—	3,3	—	—	3.6
—	—	—	—	5,0	2,0	—	—	7,0	9,0	6,0

Bezeichnungen siehe in der Tabelle 1.

Anmerkung: In die Tabelle sind keine Mollusca, *Reuterella hervinacula* (Copeognatha), Heteroptera, Coleoptera-Imagines sowie keine Larven der Familien und Arten Rhaphidioptera, Cleridae, *Athous subfuscus*, *Amara* sp., *Agonum thoreyi*, *A. muelleri* aufgenommen worden.

Unter den Staphyliniden sind in den gegebenen Biotopen 17 Arten festgestellt worden, die hauptsächlich in den Abflußniederungen zu treffen sind. Am häufigsten trifft man unter ihnen: *Staphylinus erythropterus*, *Oxypoda umbia*, *Stenus humellus*, *Plachusa tachyporus*, *Oxytelus nitidulus*, *Lathrobium brunnipes* u. a.

Табл. 5. Состав населения Collembola, Oribatei и представителей » мезофауны« по морфоэкологическим комплексам или жизненным формам в процентах от общего обилия каждой названной систематической группы.

Морфо-экологические комплексы / Morpho-ökologische Gemeinschaften		Скалы южной экспозиции и их подножья / Felsen der südlichen Exposition und Fuß der Felsen							
		1-й цикл 1. Zyklus				2-й цикл 2. Zyklus			3-й цикл 3. Zyklus
		IIa	IIb	IIIa	IIIb	IVb_1	IVb_2	V	VI
Collembola	Поверхностный Oberfläche	4,4	1,5	3,5	5,9	9,3	2,4	2,5	3,0
	Подстилочный Streu	95,6	98,5	96,5	93,5	87,6	96,0	1,8	8,7
	Подстилочно-почвенный Streu und Boden	—	—	—	0,6	3,0	2,8	37,1	50,6
	Верхне-почвенный obere Bodenschichten	—	—	—	—	0,1	0,4	44,5	36,3
	Нижне-почвенный untere Bodenschichten ..	—	—	—	—	—	—	14,1	1,4
Oribatei	Поверхностный Oberfläche	—	1,2	1,6	18,7	10,6	20,8	6,5	8,7
	Подстилочный Streu	99,3	88.1	45.5	25,9	50,0	30,5	11,3	12,7
	Подстилочно-почвенный Streu und Boden	0,8	10,3	32,4	39,7	28,4	46,0	55.0	51,6
	Почвенный Boden	—	0,4	20,5	15,7	11,0	2,7	26,6	27,0
«мезофауна» Mesofauna	Поверхностный Oberfläche	—	—	6,3	6,7	12,8	5,1	8.1	4.1
	Подстилочный Streu	96,9	79,1	73,7	63,4	35,7	16,2	12,3	8,7
	Подстилочно-почвенный Streu und Boden	4,0	20,9	20,9	29,9	45,7	82,2	60,9	81,6
	Верхне-почвенный obere Bodenschichten	—	—	—	—	—	2,5	18,7	5,6
	Нижне-почвенный untere Bodenschichten ..	—	—	—	—	—	—	—	—

Условные обозначения: XI — скопления ила и детрита в ольховом лесу у самого берега озера, остальные обозначения те же, что и в таблице 1.

почв (IVa) среди ногохвосток этого комплекса появляется *Isotoma notabilis*, еще более гигрофильная и с еще более развитым постантеннальным органом. (ср. Agrell, 1941). ГИЗИН (Gisin, 1943) относит этот вид даже к эуэдафону.

Морфоэкологический облик населения беспозвоночных последних двух наскальных микрофаций (IVa, V) определяется присутствием большого количества представителей почвенного комплекса. Их особенности являются продолжением уже наметившейся тенденции. Такова полная депигментация и редукция глаз при сильном развитии постантеннального органа у гигрофильных ногохвосток (виды рода *Onychiurus*, *Isotoma sphagneticola*, *Folsomia fimetaroides*). Полная депигментация характерна и для клещей родов *Zercon*, *Cyrtolaelaps*, *Phthiracarus*, то же относится в значительной мере и к Enchytraeidae, Geophilidae, личинкам Lycoriidae и *Harpalus quadripunctatus*. Другие представители мезофауны имеют приспособления для активной прокладки ходов в почве (*Selatosomus aeneus*, *Proslernon tesselatum*).

У характерных для относительно мощных почв стадий мхов и некорневищных растений (V) представителей глубокопочвенного комплекса обнаруживается завершение этой тенденции. *Eosentomon* sp. и *Mesaphorura krausbaueri* имеют

Tabelle 5. Die Charakteristik der Collembolen und Oribatiden und der Vertreter der Mesofauna nach den morpho-ökologischen Komplexen (Gemeinschaften) oder Lebensformen in Prozent zu der gesamten Populationsdichte jeder genannten systematischen Gruppe.

Скалы северной экспозиции и их подножья Felsen der nördlichen Exposition und Fuß der Felsen							Развитые почвы на склоне с-з экспозиции Entwickelte Böden am nordwestlichen Felsenhang				
1-й цикл 1. Zyklus			2-й цикл 2. Zyklus			3-й цикл 3. Zyklus	4-й цикл 4. Zyklus			5-й цикл 5. Zyklus	
IIb	IIIb	IIIc	IVa	IVb_2	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1,5	1,3	0,7	0,3	0,3	0,3	0,2	0,7	—	—	0,4	7,1
97,0	13,3	28,8	3,6	5,6	1,8	2,7	29,3	29,6	35,0	30,7	57,1
1,5	85,4	65,3	17,1	80,9	82,5	13,6	12,5	36,2	41,8	58,8	35,8
—	1,3	1,8	79,0	7,7	1,9	67,5	53,3	32,0	24,0	18,0	
—	—	—	—	5,5	5,5	17,6	4,2	1,2	0,6	—	—
25,3	8,9	29,7	9,3	3,4	1,9	1,5	1,4	7,0	8,1	4,1	данные отсутствуют Angaben fehlen
51,9	43,0	32,9	19,0	24,0	24,6	5,1	7,7	6,0	6,7	11,0	
17,7	46,0	24,3	70,7	66,9	69,0	67,2	62,7	83,3	66,0	64,9	
5,1	2,2	13,3	1,0	5,7	4,5	26,2	3,9	3,7	19,2	20,0	
22,3	21,2	16,8	8,2	17,2	5,6	14,6	14,0	8,7	7,9	36,1	
77,3	63,2	52,7	50,7	31,5	9,5	24,6	29,0	15,6	18,5	4,2	
0,4	14,1	30,5	40,6	36,8	77,2	40,8	40,3	65,9	59,0	54,2	
—	1,5	—	0,5	14,5	7,7	17,6	15,9	9,9	14,6	5,1	
—	—	—	—	—	—	2,4	0,8	—	—	0,4	

Bezeichnungen: XI = Ansammlung von Schlamm und Detritus im Erlenwald am Seeufer. Die übrigen Bezeichnungen wie in der Tabelle 1.

тонкое вытянутое тело, благодаря чему могут по узким полостям проникать в глубокие горизонты почвы, с которыми, как известно, они постоянно и связаны (Volz, 1934; Agrell, 1941; Gisin, 1944; Müller, 1959; Haarløv, 1960). Сюда же мы относим и слабо пигментированных *Dendrobaena octaedra* из Lumbricidae.

Таким образом, по мере увеличения возраста наскальных почв в их населении в целом и в каждом морфоэкологическом комплексе в отдельности постепенно начинают преобладать формы все более гигрофильные и отрицательно фототропичные. Наряду с этим прогрессирует редукция глаз и пигмента. Уменьшаются размеры тела при увеличении относительной его длины или возникают специальные приспособления для рытья. Относительно пигментации, это прослеживается даже у поверхностных форм. Так, для начальных стадий характерен фиолетовый *Lepidocyrtus cyaneus*, для последних депигментированный *L. lanuginosus* (табл. 3). Указанная закономерность является временным и пространственно-горизонтальным отражением того ряда, который так полно был показан Бокемюлем (Bockemühl, 1956) в вертикальном разрезе развитых лесных почв.

Характер отклонений в видовом составе и обилии в повторных пробах и непосредственные наблюдения в природе показали, что по мере увеличения

возраста наскальных почв распределение почвообитающих беспозвоночных делается все более равномерным. Под отдельными круговинами *Parmelia centriphuga* микроартроподы сосредоточены только в их центре. *Xenylla maritima*, например, концентрируется в колодцеобразных кавернах, образующихся вследствие неравномерного выветривания минералов. Известно, что в скоплении ногохвостки лучше размножаются (MÜLLER, 1959). На неравномерное распределение, как на характерную черту гемиэдафона, указывает и ГИЗИН (GISIN, 1944). При вскрытии ковриков этого лишайника местами кажется, что весь мелкозем находится в движении, так велика численность микроартропод. На других же участках встречаются лишь отдельные экземпляры.

На последующих стадиях распределение беспозвоночных делается все более равномерным. Однако, в конце серии наскальных микрофаций вновь обнаруживаются небольшие скопления *Xenylla maritima*, которая находит достаточно сухие и теплые места обитания лишь на ограниченных участках. То же относится и к представителям почвенных жизненных форм микроартропод, которые концентрируются на наиболее влажных микроучастках. Аналогичные скопления образуют Elateridae, дождевые черви и коконы последних. Таким образом, и в характере горизонтального распределения животных проявляется определенная закономерность.

Наряду с уменьшением горизонтальной дискретности распределения по мере увеличения возраста наскальных почв начинает проявляться определенная вертикальная стратификация животных. Так характерные для средних стадий представители подстилочно-почвенного комплекса способны к вертикальным миграциям (VOLZ, 1934). Onychiuridae, Lithobiidae, Elateridae, Lumbricidae концентрируются в зоне контакта почвы и горной породы, что отмечено и для наскальных почв Кавказа (СТЕБАЕВ, 1958).

Из таблиц 1—3 следует, что максимум обилия всех групп микроартропод наступает на скалах южной экспозиции на более ранних стадиях, чем на скалах северной. Это говорит о том, что начальные стадии формирования животного населения, осуществляемые за счет относительно ксеробионтных форм, на скалах южной экспозиции идут быстрее, чем на северной. Однако, появление в наскальных почвах форм, характерных для более поздних стадий, на северной экспозиции наступает в целом быстрее, чем на южной. Другими словами, средние и поздние стадии развиваются здесь быстрее. Так, под листоватыми лишайниками на скалах северной экспозиции обилие панцирных клещей примерно вдвое больше, чем на южной, появляются Lithobiidae и личинки Rhaphidioptera (табл. 4). При сравнении населения всех других микрофаций обнаруживается, что впервые появляются на скалах северной экспозиции, а лишь затем на скалах южной: *Isotoma notabilis*, *Isotoma sphagneticola*, *Onychiurus armatus*, клещи родов *Gymnodamaeus* и *Eupodes*, Lithobiidae и многие другие. Виды, появляющиеся одновременно на скалах северной и южной экспозиции, часто имеют в первом случае большее обилие, чем во втором. Таковы *Folsomia quadrioculata*, клещи родов *Tectocepheus*, *Cyrtolaelaps* и т. д.

В целом, по мере увеличения возраста почв экспозиционные различия их животного населения замирают (табл. 1—4).

Сказанное подводит нас к вопросу о связи животного населения первичных почв с растительным покровом, т. е. оценке пищевого фактора. Сравнение мира микроартропод подо мхом *Hedwigia ciliata* на скалах северной и южной экспозиции убеждает нас в том, что они сильно отличаются. Население под этим мхом на северной экспозиции в целом ближе к населению гипновых мхов на той же экспозиции, чем к населению под *H. ciliata* на южной (табл. 1—4). Население гипно-

Табл. 6. Население беспозвоночных под *Hedwigia ciliata* на скалах южной экспозиции и под *Hypnum Schreberi* на скалах южной и северной экспозиции.

Tabelle 6. Wirbellosenbevölkerung unter *Hedwigia ciliata* auf Felsen der südlichen Exposition und unter *Hypnum Schreberi* auf Felsen der südlichen und nördlichen Exposition.

Клещи и насекомые Milben und Insekten	*Hedwigia ciliata* южная экспозиция südliche Exposition	*Hypnum Schreberi* южная экспозиция südliche Exposition	северная экспозиция nördliche Exposition
Обилие Acari без Oribatei на 1 дм³			
Populationsdichte pro 1 dm³	75,0	72,3	62,3
Bdella	21,8	15,6	2,9
Eupodes	22,4	24,8	0,7
Nanorchestes	—	—	46,8
Обилие Oribatei на 1 дм³	1574,7	924,4	426,6
Oppia	331,8	118,2	82,8
Scheloribates	231,8	181,7	14,4
Eremaeus	238,0	254,1	82,8
Porobelba	23,8	54,2	47,9
Notaspis	—	2,4	44,3
Обилие Collembola на 1 дм³	562,5	394,6	97,2
Xenylla maritima	450,8	348,9	25,2
Willowsia buski	24,4	10,8	1,1
Sminthurinus aureus	76,2	85,1	1,8
Onychiurus armatus	0,8	0,2	1,8
Folsomia quadrioculata	0,8	5,6	37,1
Folsomides angularis	—	4,2	21,6
Обилие личинок Insecta pterygota на 1 м²			
Populationsdichte von Larven	194,0	145,4	90,0
Itonididae	80,0	63,2	10,0
Ostomatidae	35,2	28,3	12,5
Lepidoptera	4,0	2,0	5,0
Tendipedidae	—	—	10,0
Staphylinidae	—	—	5,0
Dermistidae	—	—	3,5

Примечание: в таблицу включены только наиболее обильные формы.

Anmerkung: In die Tabelle sind nur besonders zahlreiche Formen aufgenommen worden.

вых мхов на скалах южной экспозиции в тех редких случаях, когда эти мхи здесь встречаются, также оказывается обедненным как будто бы характерными для этих мхов формами. В целом оно гораздо ближе к населению литофильных мхов на той же южной экспозиции (табл. 6).

Таким образом, для микроартропод, являющихся в основном детритофагами и хищниками, характер растительного покрова играет подчиненную роль, что ставит их в тесную зависимость от гигротермических условий, связанных в первую очередь, с общим микро- и мезоклиматом.

В этом нас убеждает и сравнение животного населения под скоплениями лесного опада различной мощности, на которых растительный покров отсутствует (табл. 7). Обилие, систематическое разнообразие, видовой состав и спектр жизненных форм этого населения меняется аналогично тому, как и при смене растительных сообществ, но идет здесь быстрее, чем под последними. Таким

Табл. 7. Население беспозвоночных в тонких и мощных скоплениях древесного опада на скалах северной экспозиции.

Tabelle 7. Die Populationsdichte der Wirbellosen in dünner und in mächtiger Fallaubschicht an Felsen der nördlichen Exposition.

Численность на 1 дм³ [Populationsdichte pro 1 dm³].

	Древесный опад на скалах Fallaub auf Felsen мощность Schichtstärke 1,5 cm	3—4 cm
Acari (excl. Oribatei)	82,0	70,2
Bdella	4,2	1,8
Eupodes	28,3	11,4
Zercon	42,5	22,8
Raphigathus	—	1,0
Oribatei	403,6	404,4
Carabodes	41,3	10,2
Eremaeus	88,5	4,2
Pelops	43,4	1,8
Ceratoppia	4,7	49,8
Scheloribates	29,5	48,0
Oribatula	—	10,2
Allodamaeus	—	14,4
Collembola	767,0	500,4
Xenylla maritima	508,6	80,4
Willowsia buski	18,9	0,6
Folsomides angularis	204,7	376,2
Folsomia quadrioculata	2,4	10,2
Sminthurinus aureus	—	3,0
Tomocerus minutus	—	1,8
Pterygota	200,0	288,0
Itonididae	120,0	32,0
Tendipedidae	50,5	164,0
Lithobiidae	20,0	24,0

Примечание то же, что и к таблице 6.
Anmerkung: Siehe bei Tabelle 6.

образом, сукцессионные изменения животного населения зависят от изменения мощности самих почв. Вероятно, никакой специфичной моховой фауны в умеренной зоне не существует (Volz, 1934). Следовательно, во всем ряду рассматриваемых почв мы имеем дело просто с почвенной фауной, заселяющей также дернины мхов и слоевища лутайников.

Особенности скального субстрата сказываются вероятно тоже незначительно и, главным образом, через механические особенности выветривания. На значение именно физических свойств породы для некоторых представителей микрофауны указывает, например, ФАЛЬГЕР (Falger, 1922—1923). Нам не удалось установить каких-либо четких различий аналогичных сообществ на кислых гранитах и щелочных миаскитах. Во втором случае, благодаря быстрому выветриванию нефилина, поверхность оказывается испещренной кавернами. Эти каверны под лишайниками обеспечивают прибежище для ногохвосток, а на более поздних стадиях определяют местами раннее появление Lithobiidae и личинок Tendipedidae. О том же говорит и сходство морфоэкологического облика обитателей лишайников на скалах и на стволах сосен (табл. 8). Жесткая зависимость последних от микроклимата уже охарактеризована в литературе (Pschorn-Walcher u. Gun-

Табл. 8. Население беспозвоночных под листоватыми лишайниками на стволах сосен и на скалах. Склон южной экспозиции

Tabelle 8. Wirbellosenbevölkerung unter Blattflechten an Kiefernbäumen und auf Felsen der südlichen Exposition.

(Гисленность на 1 дмч³). Anzahl pro 1 dm³.

Группы животных Tiergruppen	Стволы сосен Kiefernstämme низ ствола unten	 верх ствола oben	Скалы Felsen IIa	 IIb
Обилие Acari (excl. Oribatei) ..	14,0	4,0	25,0	174,0
Cyrtolaelaps	12,0	—	—	—
Bdella	2,0	4,0	7,5	14,0
Eupodes	—	—	17,0	2,0
Обилие Oribatei	56,0	38,0	692,5	486,0
Carabodes	46,0	—	—	408,0
Eremaeus	2,0	—	—	16,0
Zygoribatula	—	22,0	5,0	—
Platynothrus	—	4,0	—	—
Pelops	—	—	25,0	—
Eporibatula	—	—	657,5	—
Liebstadia	—	—	—	14,0
Collembola	788,0	1520,0	237,6	1148,0
Anurophorus laricis	712,0	58,0	1,0	6,0
Xenylla maritima	—	1446,0	227,5	1124,0
Willowsia buski	70,0	16,0	10,0	16,0
Entomobrya multifasciata	6,0	—	—	2,0
Обилие макроартропод на 1 м²	62,0	2,0	50,0	136,0
Pseudoscorpionidae	20,0	—	—	—
Lithobiidae	8,0	—	—	—
Reuterella hervinacula .... (Copeognatha)	10,0	—	20,0	25,0
Itonididae	10,0	—	—	90,0

Условные обозначения — см.табл.1. Примечание: то же, что и к таблице 6.

Bezeichnungen wie in der Tabelle 1. — Anmerkung: Dieselbe wie zur Tabelle 6.

HOLD, 1957). Отметим лишь удивительное морфоадаптивное сходство систематически далеких ногохвосток *Xenylla maritima* и *Anurophorus laricis*, последний из которых в нашем районе типичен для стволов. Сходен в целом и состав животного населения этих двух биотопов (табл. 3), что также отмечает и Окснер (OCHSNER, 1927/28).

Таким образом, характер населения примитивных почв определяется почти исключительно возрастом самих почв и микроклиматическими факторами. Последнее обстоятельство отмечалось уже для Кавказа (СТЕБАЕВ, 1958).

Из всего сказанного следует, что по мере увеличения возраста наскальных почв происходит увеличение систематического и экологического разнообразия их животного населения. Плотность же этого населения вначале очень большая, затем снижается, лишь немного повышаясь в конце. Распределение в горизонтальном направлении делается все более равномерным, заменяясь вертикальной стратификацией. Эти изменения происходят как бы волнообразно и изобилуют скачкообразными переходами, демонстрирующими переход количественных изменений в качественные. Таким образом, представление о плавном развертывании сукцессионной серии, разделяемое некоторыми авторами (HEINIS, 1927; KÜHNELT, 1950), оказывается несовсем верным.

Последовательное изменение основных тенденций сукцессионного развития животного населения наскальных почв позволяет разделить его на два цикла: цикл пионерных, или примитивных сообществ животных, и цикл относительно развитых сообществ.

Цикл пионерных сообществ включает животное население лишайников *Hedwigia ciliata*, и маломощных ковров *Hypnum Schreberi* (I—IVc) (табл. 1—5). Для него характерно быстрое нарастание обилия и разнообразия всех групп микроартропод, а особенно ногохвосток. К концу цикла достигается наивысшая плотность населения по сравнению со всеми другими наскальными и развитыми почвами. В основном заканчивается формирование поверхностного, подстилочного и подстилочно-почвенного морфо-экологических комплексов почвообитающих беспозвоночных. Неравномерность распределения животных внутри микрофаций постепенно выравнивается. Различия населения на скалах северной и южной экспозиции остаются большими.

Цикл относительно развитых наскальных сообществ включает животное население мощных ковров гипновых мхов без сосудистых растений, с корневищными растениями и с некорневищными растениями (IVa—IVв) (табл. 1—5). Для этого цикла типично продолжение нарастания систематического разнообразия всех микроартропод. Быстрое снижение обилия почти всех групп микроартропод, особенно ясно выраженное на скалах южной экспозиции, наиболее заметно у ногохвосток. Четкое увеличение разнообразия и обилия олигохет и макроартропод, особенно заметно в самом конце цикла. В течение цикла спектры жизненных форм достигают наибольшей полноты. В конце его завершается формирование комплексов почвенных животных. На фоне равномерного горизонтального распределения беспозвоночных возникает вертикальная дифференциация. Различия населения на скалах южной и северной экспозиции постепенно сглаживаются.

Рассматривая конечный результат развития животного населения наскальных почв, следует обратить внимание на два момента:

1. На скалах, еще до их разрушения, складывается комплекс почвообитающих животных, типичный для лесных почв на рыхлых продуктах выветривания (ср. графы V, VI, IX в табл. 1—4) (ср. Dudich, Balogh, Loksa, 1952).

2. Животное население последней стадии развития наскальных почв более всего сходно не с населением почв на рыхлых продуктах выветривания у подножья скал, а с населением наиболее развитых аккумулятивных почв ложбин стока. Это относится к соотношению обилия клещей, ногохвосток, олигохет и более крупных членистоногих и отчасти к спектрам жизненных форм и видовому составу (ср. графы V, VI и VII—IXв в табл. 5—7). Таким образом, животное население наскальных почв в своем развитии как бы обгоняет развитие населения почв на рыхлых субстратах и предваряет поздние стадии становления последнего.

Выше отмечался ступенчатый характер изменения общего обилия крупных систематических групп и отдельных видов, а также спектров жизненных форм. Это позволяет разделить животное население обоих циклов на пять элементарных сообществ[3]). Население ступеней одной стадии, равно как и население аналогичных микрофаций на разных экспозициях, различающиеся по второстепенным признакам, могут рассматриваться как варианты одного сообщества.

---

3) Элементарное сообщество беспозвоночных может быть определено как население такого участка, на котором всюду сохраняется господство одних и тех же видов и сходные количественные соотношения одних и тех же жизненных форм (СТЕБАЕВ, 1962).

Для каждого сообщества может быть установлен набор руководящих форм. Их список подбирается из числа наиболее обильных и постоянно встречающихся видов, принадлежащих к наиболее типичным для данного сообщества морфоэкологическим комплексам. Руководящие формы наскальных сообществ беспозвоночных приведены в табл. 9. За пределами Ю. Урала набор руководящих видов может оказаться несколько иным, но жизненные формы, к которым эти новые виды будут принадлежать, в основном должны остаться прежними. Так даже во временной смене жизненных форм ногохвосток и личинок мух в разлагающихся компостах удается подметить очень много сходных черт (Gisin, 1952; Thienemann, 1959). Таким образом, предлагаемая таблица руководящих форм в первом приближении может рассматриваться как система зоологических индикаторов возраста примитивных наскальных почв.

5.2 Цикл пионерных примитивных сообществ

I. Сообщество беспозвоночных накипных лишайников по литературным данным включает многих Protozoa, Rotatoria, Nematoda и других специфичных представителей микрофауны (Falger, 1922—1923; Heinis, 1937; Gellert, 1956). Встречающийся здесь клещ *Bdella*, благодаря его подвижному хищному образу жизни не может быть достоверно отнесен к постоянным обитателям (табл. 1,[I]).

II. Сообщество беспозвоночных микрофации листоватых лишайников (Табл. 1—5/IIa, IIв) включает Itonididae и некоторых ногохвосток, способных заселять субстрат воздушным путем (Gisin, 1952; Thienemann, 1959). Обилие микрофауны велико, но разнообразие очень низко, численно преобладают ногохвостки. Господствуют 2—3 вида. Представители господствующего подстилочного морфоэкологического комплекса густо пигментированы. Горизонтальное распределение животных крайне неравномерно.

III. Сообщество беспозвоночных микрофаций литофильных мхов и маломощных ковров гипновых мхов (табл. 1—5, IIIa—IIIc), отличается наиболее высоким обилием микроартропод. Систематическое разнообразие заметно повышается, а величина индексов доминирования соответственно падает. Начиная с этого сообщества среди микроартропод численно преобладают панцирные клещи. Для господствующих подстилочных и подстилочно-почвенных жизненных форм характерны частично депигментированные виды. Горизонтальное распределение животных равномерно. Вертикальная дифференциация только намечается.

5.3 Цикл относительно развитых наскальных сообществ

I. Сообщество беспозвоночных мощных ковров гипновых мхов без сосудистых растений и с корневищными растениями (табл. 1—5, IVa, IVв) наиболее бедно, так как обилие и разнообразие большинства представителей микроартропод заметно падает, а обилие макрофауны лишь начинает повышаться. Подстилочный комплекс играет уже незаметную роль. В подстилочно-почвенном преобладают сильно депигментированные влаголюбивые формы. Складывается верхне-почвенный комплекс.

II. Сообщество беспозвоночных гипновых мхов с некорневищными растениями (табл. 1—5, V) характеризуется резким увеличением обилия, разнообразия олигохет и макроартропод, при дальнейшем снижении обилия микроартропод. Однако, систематическое разнообразие последних, а особенно ногохвосток, достигает наивысшего уровня. Облик сообщества определяется непигментированными или роющими представителями верхне- и нижнепоч-

венных морфо-экологических комплексов. Наиболее ксеробионтные формы, с одной стороны, и наиболее гигрофильные, с другой, обнаруживают склонность к образованию местных скоплений. Проявляется четкая вертикальная дифференциация в распределении беспозвоночных. Для сообществ этого цикла, в отличие от предыдущих, большое значение имеют степень и характер механического разрушения скального субстрата.

6 ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВ НА РЫХЛЫХ ПРОДУКТАХ ВЫВЕТРИВАЯИЯ

6.1. Общая характеристика

Развитие животного населения почв на рыхлых продуктах выветривания начинается с рыхло-элювиальных почв у подножья скал. Их население отличается от сообщества беспозвоночных в наиболее развитых наскальных почвах некоторым уменьшением общего систематического разнообразия и сокращения обилия таких гигрофильных форм, как *Folsomia quadrioculata* и *Isotoma notabilis*. Особенно важно резкое сокращение общего обилия представителей «мезофауны». Все это связано с большой водопроницаемостью рыхлого элювия и особенно заметно на склоне северной экспозиции (табл. 1—4, VI). Таким образом, после разрушения скал развитие населения почв начинается, как бы сделав шаг назад, но исходное звено на этот раз образует не подстилочный, как это было на скалах, а почвенные морфо-экологические комплексы (табл. 5).

Характер изменений животного населения в серии развитых почв во многом сходен с таковым на скалах. Так же как и там, обилие микроартропод постепенно снижается, что особенно заметно у панцирных клещей. Систематическое разнообразие ногохвосток, а также обилие олигохет и макроартропод заметно увеличивается лишь к концу серии (табл. 1—4, VI—IX).

Как и на скалах, по мере продвижения к концу серии во всех морфо-экологических комплексах все большую роль играют гигрофильные формы. Таковы среди поверхностных форм *Isotoma viridis*, среди подстилочных- представители родов *Schoetella* и *Hypogastrura*. В подстилочно-почвенном комплексе это прослеживается на изменении обилия *Folsomia quadrioculata*, *Isotoma notabilis*, дождевого червя *Allolobophora kazanensis*, личинках Tipulidae и отчасти Lycoriidae. В почвенных комплексах о том же говорит распределение по фациям *Isotoma sphagneticola*, Enchytraeidae и Geophilidae. Это явление увязывается с увеличением влажности почвы за счет накопления воды, стекающей по склону, и вследствие приближения к зеркалу грунтовых вод.

По целому ряду других показателей изменение населения беспозвоночных в серии почв на рыхлых продуктах выветривания — представляет как бы обратное отражение тех закономерностей, которые отмечались в наскальной серии. Так, обилие ногохвосток и непанцирных клещей в ложбинах стока, т. е. в конце серии вновь несколько увеличивается (табл. 1, 3, IX). Величина индексов доминирования, небольшая в начале серии, к ее концу возрастает. Это говорит о том, что к концу развития почв на рыхлых продуктах выветривания условия существования большинства беспозвоночных не улучшаются, как это было на скалах, а ухудшаются. Причину этого следует видеть в избыточном увлажнении и недостатке кислорода вначале в нижних, а затем и во все более верхних горизонтах почвы.

В связи с этим изменение спектров жизненных форм в серии развитых почв, по сравнению со скалами, носит также ярко выраженный обратный характер. Постепенно из спектров жизненных форм выпадает нижнепочвенный морфо-

экологический комплекс, затем сокращается удельное обилие представителей верхне-почвенного комплекса, наконец, в двух последних фациях серии, увеличивается значение подстилочного комплекса (табл. 5). Аналогичная перестройка происходит и внутри самих комплексов. *Isotoma sphagneticola* как наиболее поверхностный вид из числа ногохвосток верхне-почвенного комплекса, численно начинает замещать виды рода *Onychiurus*. В подстилочном комплексе наиболее заметную роль в конце серии играют переходные к поверхностным формам представители рода *Hypogastrura* и т. д. (табл. 3). Таким образом, возникшая в ходе наскального периода вертикальная дифференциация животного населения постепенно нивелируется (рис. 11).

Все отмеченные изменения общего обилия, численности отдельных видов и самого видового состава, индексов доминирования и спектров жизненных форм, так же, как и в наскальной серии, носят ступенчатый характер. Это позволяет разделить животное население серии почв на рыхлых продуктах выветривания на пять элементарных сообществ, объединяемых в три цикла.

6.2. Цикл сообществ беспозвоночных в рыхло-элювиальных почвах у подножья скал. Относительно большое обилие микроатропод и особенно ногохвосток (низкое, однако, по сравнению со скалами) сочетается с весьма небольшим суммарным обилием представителей «мезофауны». Гигрофильных форм мало. Спектр жизненных форм полный. Преобладают подстилочно-почвенный и почвенные морфоэкологические комплексы. Цикл состоит из одного одноименного сообщества. Возможность проникновения животных в элювий определяется степенью его разрушения.

Руководящие формы сообщества: *Epidamaeus* (8 %)[4], *Onychiurus armatus* (25.8 %), *Eosentomon* sp. (0.8 %), *Mesaphorura krausbaueri* (17.6 %), Enchytraeidae (13.4 %), *Eisenia nordenskiöldi* (0.6 %), *Dendrobaena octaedra* (1.8 %), Geophilidae (5,3 %), личинки Itonididae (9.4 %) (табл. 1—5, VI). В иных районах в этом цикле могут быть установлены и другие сообщества.

6.3. Цикл животного населения развитых умеренно-влажных почв состоит из трех сообществ. Для него характерно сокращение обилия ногохвосток и панцирных клещей при увеличении его у непанцирных. Особенно важно быстрое нарастание обилия олигохет и макроартропод (табл. 1—4, VII—IX) В спектрах жизненных форм увеличивается роль подстилочно-почвенного комплекса (табл. 5).

Сообщество беспозвоночных бурых лесных почв на склонах (табл. 1—5, VII). Обилие микроартропод сокращается наиболее сильно, а макроартропод и олигохет только начинает повышаться. Верхне и нижнепочвенный морфоэкологические комплексы играют еще заметную роль. Большое количество типичной для бурых почв глинистой фракции обусловливает малую порозность почвы. Это препятствует проникновению многих животных вглубь почвы.

Руководящие формы: *Scheloribates* sp. (9,4 %), *Phthiracarus* sp. (5,3 %), *Zygoribatula* sp. (8 %), *Brachystomella parvula* (5,4 %), *Folsomia quadrioculata* (40 %), *Isotoma notabilis* (16 %), *Onychiurus* sp. (30,7 %), *Dalopius marginatus* (4 %).

Сообщество беспозвоночных лугово-черноземных почв в верхней части ложбин стока (табл. 1—5, VIII). Обилие панцирных клещей и ногох-

4) В скобках после названия руководящих форм указывается индекс доминирования обилия непанцирных, панцирных клещей, ногохвосток и мезрофауны.

восток сокращается до минимума, а непанцирных клещей начинает нарастать. Увеличивается и обилие мезофауны, особенно Enchytraeidae и личинок мух. Изменения спектров жизненных форм невелики.

Руководящие формы: Uropodinae sp. (50,5), *Cyrtolaelaps* (31,5), *Ceratozetes* (16,9), *Scheloribates* (10,6), *Isotoma notabilis* (27,2), *Onychiurus* sp. (23,8), Enchytraeidae (19,6), личинки Lycoriidae (16,4) и *Dalopius marginatus* (3,2).

Сообщество беспозвоночных лугово-черноземных почв нижней части ложбин стока (табл. 1—5, IX). Обилие панцирних клещей остается на низком уровне, а у двух других групп микроартропод повышается. Обилие и систематическое разнообразие макроартропод- достигает максимума по сравнению со всеми, в том числе, и наскальными сообществами. Особенно характерно изобилие Lumbricidae. В спектрах жизненных форм происходит заметное сокращение удельного обилия верхне- и нижнепочвенных комплексов. Все животное население приурочено к подстилке и верхним слоям почвы.

Руководящие формы: *Rhagidia* (19.7). *Veigaia* (16.6). *Oppia* (45.2). *Schoetella ununguiculata* (20.9). *Ceratophysella sigillata* (16.1). *Folsomia quadrioculata* (29.3). *Isotoma sphagneticola* (22.7). Enchytraeidae (16.5). *Allolobophora kazanensis* (15.7). жуки Carabidae (в сумме — 3,9) и личинки *Dalopius marginatus* (7.5) Это сообщество является как бы вершиной развития животного населения во всем ряду примитивных и развитых почв.

6.4. Цикл населения беспозвоночных в заболоченных почвах ольхового

леса (табл. 1—5, X) включает единственное одноименное сообщество. Все группы беспозвоночных здесь сокращают свое обилие и систематическое разнообразие, хотя и появляются новые, переходные к водным, формы, например, Tipulidae. Спектры жизненных форм упрощаются. Господствуют подстилочно-почвенный и даже подстилочный морфо-экологические комплексы. Особенно ярко это выражено у ногохвосток в прибрежных скоплениях ила (табл. 5, XI). Все население сосредоточено в подстилке и в самом верхнем (1—2 см) слое почвы. Как и в ранних наскальных сообществах горизонтальное распределение животных весьма неравномерно. Данное сообщество завершает ряд развития животного населения примитивных и развитых почв. Здесь в связи с избыточным увлажнением происходит деструкция комплекса обитателей аэрируемых почв и, вероятно, начинается формирование своеобразного комплекса обитателей затопляемых почв и подводных грунтов.

Руководящие формы: *Cyrtolaelaps* (34,3), *Oppia* (54,1). *Isotoma viridis* (4,5). *Hypogastrura* sp. (3.5). *Neanura parva* (2.8). *Isotoma notabilis* (46,7).

7 ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СУКЦЕССИОННОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВ НА СКАЛАХ И НА РЫХЛЫХ ПРОДУКТАХ ВЫВЕТРИВАНИЯ

Преемственность между сукцессионными сериями сообществ беспозвоночных в почвах на плотных и рыхлых субстратах не вызывает сомнения. Особенно важно, что виды почвенного морфо-экологического комплекса, составляющего основу животного населения рыхло-элювиальных почв, представлены и в почвах последних стадий развития на скалах. Многие виды в этих соседствующих фациях вероятно принадлежат к одним популяциям (табл. 3).

Все рассмотренные сообщества обеих серий образуют единый сукцессионно-генетический ряд. Для этого ряда в целом характерно постепенное, хотя и колеб-

лющееся, сокращение обилия ногохвосток и панцирных клещей и увеличение разнообразия и обилия макроартропод и олигохет. На этом фоне развитие сообществ совершается через ряд последовательных, частично повторяющихся циклов.

Наиболее характерные черты наскальных сообществ — обилие ксеробионтных микроартропод и малое количество макроартропод — полно выражены на начальных стадиях этого общего ряда. Важнейшие же черты сообществ почв на рыхлых продуктах выветривания — обилие подстилочных влаголюбивых микроартропод и большое количество макроартропод и олигохет — наиболее типичны именно для поздних стадий. Большинство промежуточных сообществ имеет в этом отношении переходный характер. Определенное сходство спектров жизненных форм начала и конца всего ряда (табл. 5) сообществ делает этот ряд спектров в определенном смысле замкнутым.

Исходя из всего сказанного, можно разделить все рассмотренные сообщества по признаку их структурных особенностей на три группы или формации.

I. Формация воздушных сухих детритных почв. Она относительно независима от минерального субстрата. В минимуме — влажность. Эту формацию образуют в основном ксеро- и фотобионтные, приспособленные к относительно поверхностному образу жизни микроартроподы, особенно ногохвостки. В нее входят сообщества, приуроченные к пятнам пионерной литофильной растительности и отчасти к коврам гипновых мхов (I—III).

II. Формация весьма влажных аккумулятивных гумусных почв. Она также мало зависит от минерального субстрата, а контролируется в основном свободной водой. В минимуме — воздух. Ее образуют, главным образом, наземные олигохеты и личинки высших насекомых, а также гигрофильные, но относительно поверхностно обитающие микроартроподы. В нее входят сообщества аккумулятивных почв нижних частей ложбин стока (IX—X).

III. Формация минеральных умеренно влажных гумусно-детритных почв. Она тесно зависит от минерального субстрата. В минимуме- влажность и скважность почвы. Эта формация имеет промежуточный характер и слагается за счет выходцев из первых двух формаций. Ее своеобразной чертой является большое количество животных, способных глубоко проникать в кору выветривания и постоянно обитать в глубоких горизонтах почвы. В нее входят все остальные сообщества.

Не исключено, что подобная классификация в какой-то мере отражает в современности эволюционную историю формирования животного населения почв, что нами уже отмечалось (СТЕБАЕВ, 1957). Вполне очевидно, что на древних палеозойских материках огромные пространства были покрыты бедной растительностью и фрагментарным почвенным покровом. В нем должна была начать формироваться своеобразная поверхностная ксеробионтная фауна, адаптированная, в частности, к особенно напряженной в то время солнечной радиации (ср. БЕРГ, 1947; МАРКОВ, 1951; КРИШТОФОВИЧ, 1957; РУХИН, 1959). Вторым очагом почвенной животной жизни и даже ее первой колыбелью, вероятно, были небольшие по площади сырые участки по берегам водоемов (ср. ГИЛЯРОВ, 1949). Глубоко же профильные минеральные почвы должны были начать формироваться позже, с развитием более мощной мезофитной и ксерофитной растительности, обладающей глубокими корневыми системами. Формирование их специфичного животного населения следует относить к концу палеозоя-началу мезозоя.

8 БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАСКАЛЬНЫХ МИКРОФАЦИЙ И ДРУГИХ СОПУТСТВУЮЩИХ ИМ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Пионерные микрофации литофильных лишайников и мхов на скалах обнаруживают все признаки элементарных биогеоценозов, как типологически однородных на определенной площади единств горной породы, воды, почвы, микроорганизмов, растений и животных. Все эти элементы взаимосвязаны определенным типом обмена веществ и энергии (ср. СУКАЧЕВ, 1949, 1950).

В этих микрофациях разрушение горной породы под действием физических факторов и растений идет еще слабо. Тонкий минеральный рухляк накапливается очень медленно. Постоянный недостаток влаги и кислая реакция среды препятствуют развитию микрофлоры и особенно бактерий (табл. 10). По нашим измерениям, pH почвы под лишайниками составляет 5,7, а под *Hedwigia ciliata* — 5,8. Значительная часть микроорганизмов в подобных микрофациях является заносной и в природе не деятельна (FALGER, 1922—1923). Под лишайниками преобладают специфичные олигонитрофилы, активность которых носит очаговый и прерывистый характер (КРАСИЛЬНИКОВ, 1949а, б, в).

Обилие микроартропод, напротив, весьма велико (табл. 1—4). Они выступают здесь как первичные преобразователи живых растительных тканей и детрита. Пищей ногохвосткам могут служить и экскременты гамазовых клещей (RIHA, 1951). Количество пищи, потребляемой микроартроподами, огромно. Даже при значительно меньшей численности в обычных плесных почвах они перерабатывают около 60% годового опада (DUDICH, BALOGH, LOKSA, 1951). Благодаря низкому коэффициенту усвоения (SCHALLER, 1950; GERE, 1956), они поставляют колоссальное количество экскрементов, представляющих собой органо-минеральные агрегаты (SCHALLER, 1950; СТЕБАЕВ, 1957). Исходя из данных Дунгера (DUNGER, 1956) можно полагать, что под ковриками *Hedwigia ciliata* и *Parmelia centriphuga* одни только ногохвостки ежесуточно образуют на 1 дм³ не менее 30—40 мм³ экскрементов. В то же время прирост массы лишайников и мхов очень мал. Очевидно, что весь он ежегодно превращается в зоогенные органо-минеральные агрегаты — экскременты.

Экскременты многих беспозвоночных являются центрами стимуляции аммонифицирующих и крахмалоразрушающих бактерий (STÖCKLI, 1928; JACOT, 1936; RUSCHMAN, 1953; СТЕБАЕВ, 1958; КОЗЛОВСКАЯ, 1961). Неудивительно поэтому, что обилие этих бактерий в населенном беспозвоночными мелкоземе в полтора раза выше, чем это было отмечено Н. А. КРАСИЛЬНИКОВЫМ (1949а, б, в) для подстилающей горной породы и самих слоевищ лишайников. Однако, даже в этой зоне обилие названных групп бактерий гораздо ниже, чем во всех остальных, обследованных нами разностях почв (табл. 10). Таким образом, подготовляемый членистоногими субстрат оказывается в следствие неблагоприятных условий в значительной мере неиспользованным бактериями, а циклы трансформации органических веществ незавершенными. На последнее указывает и сравнительно большое обилие грибов (табл. 10). Все это заставляет рассматривать микроартропод как особенно важный (по сравнению с другими) фактор почвообразования на его первых стадиях. Существенно, что под лишайниками в отличие от начальных стадий разложения компостов ведущую роль играют не клещи, а ногохвостки (табл. 1—4) (ср. SACHSSE, 1960). Итак, развивая известное положение Б. Б. ПОЛЫНОВА (1956а, б) о ведущей роли биологического фактора, можно утверждать, что последний с самого раннего этапа выступает в виде комплекса растений и животных.

Табл. 10. Количество микроорганизмов в наскальных и развитых почвах (0—5 см.) в тысячах на 1 гр. воздушно-сухого веса почвы.
Tabelle 10. Anzahl von Mikroorganismen in Felsenböden und in entwickelten Böden (0—5 cm) in Tausenden pro 1 g lufttrockenen Bodengewichts.

Питательные среды. Nährböden	Разведение Verdünnung	Микроорганизмы Mikroorganismen	Наскальные почвы Felsenböden: Скалы южной экспозиции südl. Felsen		Скалы северной экспозиции nördliche Felsen				Развитые почвы на склоне северной (VI) и с-з. экспозиции Entwickelte Böden am nördlichen und nordwestlichen Hang				
			I	IIb	IIIb	IIIc	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Среда Чапека Czapek	1/1000	Грибы Pilze	—	—	240	260	210	170	50	27	14	47	150
Мясо-пептонный агар Fleisch-Pepton-Agar	1/1000	Бактерии Bakterien	10	272	1110	990	1290	2400	740	1220	1270	2610	7490
Крахмало-аммиачный агар Stärke-Ammon-Agar	1/1000	Актиномицеты Aktinomyzeten	—	—	290	970	600	1440	440	970	980	2100	5700
	1/100	Бактерии Bakterien	15	163	740	1110	1490	2550	1410	2620	1420	6650	1893

Условные обозначения: I — накипные лишайники; (—) — нет данных; остальные обозначения те же, что и в табл. 1.
Bezeichnungen: I Krustenflechten; (—) keine Angaben; das übrige ebenso wie in der Tabelle 1.

Большая продукция экскрементов в сочетании с относительно низкой микробиологической активностью обусловливает их накопление. Все продукты деятельности этого элементарного биогеоценоза имеют исключительно местное происхождение. Принос веществ извне — отсутствует. Вынос, наоборот, играет большую роль. Так, происходит постоянное удаление растворимых органических и минеральных соединений (ЯРИЛОВА, 1947; ЗАХАРОВ и СЕРЕБРЯКОВ, 1949), а также экскрементов с дождевым стоком. В сухую погоду, под действием ветра, сжимания слоевищ и других случайных причин целостность моховолишайникового покрова часто нарушается. При этом постоянно приходится наблюдать ссыпание экскрементов и других нескрепленных частиц по откосу скал. Иногда образуются даже миниатюрные сухие потоки. Местное происхождение веществ, подвергающихся преобразованию, отсутствие приноса и интенсивный вынос позволяют, следуя терминологии Б. Б. ПОЛЫНОВА (1956б), определить микрофации литофильных лишайников и мхов как элювиальные, или точнее, как экстраэлювиальные.

В относительно развитых наскальных почвах (IV—V стадия) в связи с поселением сосудистых растений появляются насекомые — фитофаги (Elateridae и др.). Корневые системы особенно благоприятны и для некоторых ногохвосток (Müller, 1959). Фитофагам сопутствуют многочисленные детритофаги из числа высших насекомых (Diptera и др.), Enchytraeidae, микроартроподы и Lumbricidae. Часть последних, возможно, является потребителями гумуса. Этот комплекс дополняется целым рядом некоторых ногохвосток, являющихся вторичными преобразователями экскрементов высших насекомых. Таков, например, обильный, особенно здесь *Folsomia quadrioculata* [Dunger, 1956].

Совместная деятельность первичных и вторичных денитритофикаторов в совокупности с повышенной влажностью способствует бурному развитию аммонифицирующих бактерий (табл. 10). Снижение обилия грибов и уменьшение кислотности почвы ($pH = 6{,}7$) свидетельствует о более полном разложении органических веществ. Наличие среди ногохвосток ряда форм, специализированных на питании грибами (Onychiuridae: Schaller, 1950; Gisin, 1952), также говорит об установлении тесной взаимосвязи между фауной и микрофлорой. Все это характеризует живую часть данных почв как биогеоценологически вполне зрелую.

Описываемые микрофации располагаются на уступах скал ниже участков, занятых литофильными лишайниками и мхами (рис. 10). На генетическую связь тех и других микрофаций на основании химического анализа указывает Б. Б. ПОЛЫНОВ (1956а). Можно полагать, что микрофации гипновых мхов с сосудистыми растениями (IVв, V) являются центрами местной аккумуляции и окончательной переработки веществ, образуемых в пионерных экстраэлювиальных микрофациях. Приносимые оттуда экскременты легко вовлекаются в переработку местным зрелым биологическим комплексом, так как известно, что будучи обогащены доступными формами азота, они весьма благоприятны для деятельности бактерий (ср. Dudich, Balogh, Loksa, 1953; Thienemann, 1956). Эти микрофации можно называть аккумулятивно-элювиальными, поскольку в целом со скал осуществляется интенсивный вынос. Таким образом, комплекс наскальных микроландшафтов представляет собою как бы прообраз и зачаток больших стоковых рядов ландшафтов. От подножья скал начинается обычный стоково-геохимический ряд элементарных ландшафтов. Он состоит из элювиальных фаций подножья скал, трансэлювиальных фаций склона и аккумулятивных фаций ложбин (ПОЛЫНОВ, 1956; СТЕБАЕВ, 1956; ГЛОЗОВСКАЯ, 1961).

Экстраэлювиальные микрофации скал (I—III) и элювиально-трансэлювиальные фации на рыхлых продуктах выветривания (VI—VII) являются аналогами. Почвы этих групп фаций относительно кислы (pH = 5,8 и 6,1). Их объединяет относительная однородность спектров жизненных форм почвообитающи хживотных и общая бедность как животного, так и микробного населения (табл. 1—5, 10). Другую пару аналогов составляют элювиально-аккумулятивные скальные микрофации (V) и аккумулятивные фации ложбин стока (IX) со слабокислыми

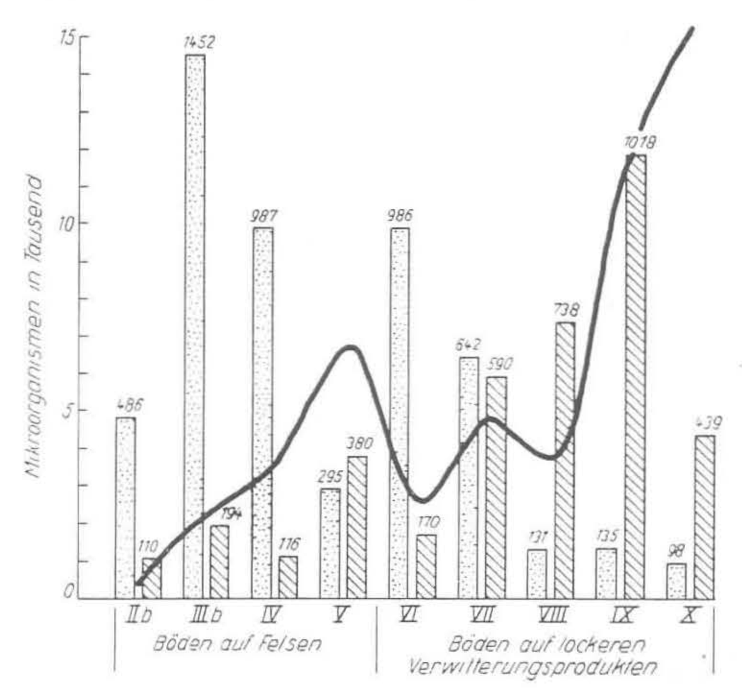
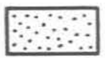


Рис. 11. Изменение обилия микроартропод, »мезофауны« и микроорганизмов в ряду наскальных и развитых почв.

Abb. 11. Die Veränderung der Populationsdichte der Mikroarthropoden- und der Mesofauna sowie der Mikroflora in einer Reihe von Felsenböden und von entwickelten Böden.

Условные обозначения. Zeichenerklärung:



Количество экземпляров микроаргропод на 1 дм³.
Anzahl von Mikroarthropoden pro 1 dm³.



Количество экземпляров »мезофауны« на 1 м².
Anzahl der Individuen der Mesofauna pro 1 m².



Количество микроорганизмов в тысячах на 1 гр. воздушносухой почвы.
Anzahl der Mikroorganismen (in Tausenden) pro 1 g lufttrockenen Bodens.

Остальные обозначения см. табл 10.
Die übrigen Bezeichnungen sind in Tabelle 10 wiedergegeben.

нейтральными почвами (pH = 6,7 и 7,1). В отличие от предыдущей пары их характеризует богатство животного и микробного населения. Обе аккумулятивные фации, вероятно, являются центрами окончательной переработки органических веществ, транспортируемых из элювиальных фаций и микрофаций.

Аналогия двух стоковых серий элементарных ландшафтов на плотных и рыхлых горных породах в целом подтверждается двувершинным характером коррелирующих кривых изменений обилия животного и микробного населения (рис. 11). Таким образом, стоковые ряды элементарных ландшафтов четко характеризуются не только с геохимической, но и с почвенно-биологической точки зрения. Здесь проявляется общее правило, установленное М. С. ГИЛЯРОВЫМ (1953) в широтно-зональном плане.

Так как охарактеризованные выше с почвенно-зоологической точки зрения фации и микрофации представляют лишь стадии единого сукцессионного процесса, то естественно, что границы между ними непостоянны. Особенно это заметно в наскальной серии сообществ животных. Здесь помимо медленного трансгрессивного смещения вверх по склону, происходят зависящие от метеорологических особенностей года осцилляции этих границ. Наблюдаются сезонные приливы и отливы, а также связанные с погодными условиями как бы отдельные всплески продвижения животных на скалы. Так, например, ногохвостки из рода *Onychiurus*, *Isotoma notabilis*, Geophilidae и некоторые другие формы, характерные для более поздних стадий, были обнаружены нами подо мхом *Hedwigia ciliata* только в дождливый 1959 год. Lithobiidae в заметных количествах встречаются в той же микрофации лишь во влажный позднелетний период. Наконец, во время коротких летних дождей удается наблюдать движение червей от трещин в скалах на их приподнятые участки. На временное присутствие червей под тонкими коврами гипновых мхов указывает и нахождение их яйцевых коконов там, где половозрелые формы летом не встречаются (табл. 4). Здесь обнаруживаются и следы их деятельности в виде особых трубчатых каналов, заполненных копролитами. Копролиты вероятно состоят из веществ, поднятых червями из трещин. На подобную транспортирующую роль червей указывал еще ДАРВИН (1936). В лесах она описана А. П. ЗРАЖЕВСКИМ (1956). В этом нельзя не видеть проявления своеобразного »биологического стока« в том широком смысле понятия »сток«, который придавал ему С. Д. МУРАВЕЙСКИЙ (1946). Этот »сток« является хотя и слабой, но единственной силой, противостоящей гравитационному стоку и направленной навстречу ему.

Так, в общих чертах, подобно прибою, животные в сообществе с растениями и микроорганизмами непрерывно стирают бедные ныне жизнью пятна выходов коренных массивно-кристаллических пород.

9 РЕЗЮМЕ

Роль возраста почв, как фактора, определяющего характер их животного населения, в том числе и в примитивных почвах на скалах, изучена еще недостаточно. На гранитах Ильменского заповедника устанавливается четкий ряд сменяющих друг друга растительных ассоциаций (рис. 4—10). Мощность почвы под ними непрерывно нарастает и условия существования беспозвоночных из экстремных делаются все более стабильными.

Состав животного населения наскальных почв относительно независим от самих растительных ассоциаций и свойств горной породы, а определяется почти исключительно возрастом почвы и микроклиматом (табл. 7). От стадии к стадии систематическое разнообразие почвообитающих беспозвоночных непрерывно нарастает. Обилие их меняется волнообразно (табл. 1—4). На стадиях литофильных лишайников и мхов быстро нарастает обилие микроартропод. На последующих стадиях гипновых мхов и сосудистых растений обилие микроартропод падает, но возрастает численность макроартропод и олигохет (табл. 1—4). Вначале складывается эпиэдафон, затем гемиэдафон и, наконец, эуэдафон (табл. 5). У численно гос-

подствующих на следующих друг за другом стадиях форм постепенно уменьшается пигментация, редуцируются глаза и увеличивается гигрофильность. Существенным экологическим фактором в этом отношении является свет (табл. 9).

После разрушения скал развитие животного населения начинается как бы заново, но первым закладывается эуэдафический комплекс. По мере перехода к аккумулятивным почвам на первое место постепенно вновь выходят гемиэдафические формы (табл. 5). В конце серии развитых почв вновь резко возрастает обилие макроартропод и олигохет. Весь ряд животного населения почв от мелкоземистых пленок под лишайниками на скалах до болотистых почв на берегу озера (рис. 10) образуется единый цикличный ряд генетически связанных сообществ.

Аналогичный ряд образует и микробное население почв (табл. 10, рис. 11). Оба пика обилия микроорганизмов связаны с аккумулятивными микроландшафтами — на скалах и на рыхлых продуктах выветривания. Начальные стадии почвообразования отличаются интенсивной почвообразовательной деятельностью исключительно обильных микроартропод при малом участии аммонифицирующих бактерий.

9 Zusammenfassung

Die Veränderung der Tierbevölkerung der Böden im Laufe der Bodenentwicklung auf Felsen und auf Verwitterungsprodukten in Wald-Wiesenlandschaften des Süd-Urals.

Die Rolle des Bodenalters als Faktor, der den Charakter der Bodentierwelt (auch in primitiven Böden auf Felsen) bestimmt, ist bis jetzt noch nicht genügend studiert worden.

Auf Graniten des Ilmen-Naturschutzgebietes wurde eine klar ausgeprägte Reihe von einander abwechselnden Pflanzenassoziationen festgestellt (Abb. 4 bis 10). Die Bodenschicht unter diesen Assoziationen nimmt ständig zu und die Umweltbedingungen für die Wirbellosen verwandeln sich immer mehr aus extremen zu stabilen.

Der Artenbestand der Tiere in Felsenböden ist von den Pflanzenassoziationen und von den Eigenschaften des Gesteins relativ unabhängig und wird fast vollkommen durch das Alter des Bodens und das Mikroklima bestimmt (Tabelle 7). Von Stadium zu Stadium erhöht sich die Mannigfaltigkeit des Bestandes der bodenbewohnenden Wirbellosen. Ihre Populationsdichte ändert sich wellenartig (Tabelle 1 bis 4). In den Stadien der lithophilen Flechten und Moose nimmt die Populationsdichte der Mikroarthropoden sehr schnell zu. In den nachfolgenden Stadien nimmt die Populationsdichte der Mikroarthropoden ab; dagegen steigt die Populationsdichte der Makroarthropoden und Oligochaeten (Tabelle 1 bis 4). Am Anfang entwickelt sich Epiedaphon, dann das Hemiedaphon und zuletzt Euedaphon (Tabelle 5). Bei den einander abwechselnden dominierenden Tieren wird die Pigmentation immer schwächer, reduzieren sich die Augen, steigt die Hygrophilität. Eine wesentliche ökologische Rolle in dieser Hinsicht spielt das Licht (Tabelle 9).

Nach der Zerstörung der Felsen fängt die Entwicklung der Tierpopulation anscheinend von neuem an; als erste aber bildet sich die eudaphische Gemeinschaft. Gemäß dem Übergang zu den akkumulativen Böden beginnen die hemiedaphischen Formen allmählich wieder zu dominieren. Am Ende der Serie von gut entwickelten Böden erhöht sich jäh die Populationsdichte von Makroarthropoden und Oligochaeten. Die ganze Reihe von Bodentiergemeinschaften (von feinkörnigen Bodenfilmen unter Felsenflechten bis zu Moorböden am Seeufer) bildet sich eine einheitliche zyklische Reihe von miteinander verbundenen Gemeinschaften.

Eine analoge Reihe wird auch von der Mikrobenbevölkerung im Boden gebildet (Tabelle 10, Abb. 11). Beide Spitzen der höchsten Populationsdichte der Mikroorganismen sind mit den akkumulativen Mikrolandschaften sowohl auf Felsen als auch auf lockeren Verwitterungsprodukten verbunden. Die Anfangsstadien der Bodenentwicklung zeichnen sich durch intensive bodenbildende Tätigkeit der außerordentlich zahlreichen Mikroarthropoden und durch unbedeutende Teilnahme der ammonifizierenden Bakterien aus.

10 ЛИТЕРАТУРА

1. АКИМЦЕВ, В. В., 1932. Исторические почвы Каменец-Подольской крепости. Тр. II Конгр. почвов. 1930. т. V, 132—140.
2. АССИНГ, И. А., 1949. Начальные стадии выветривания и почвообразования на массивно-кристаллических породах. Проб. Сов. почвовед., Сб. 15, 80—94.
3. БЕКЛЕМИШЕВ, В. Н., 1961. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов. Зоол. ж. т. XI, вып. 2, 149—158.
4. БЕРГ, Л. С., 1947. Климат и жизнь. М., 355 стр.

5. ВИЛЬЯМС, В. Р., 1947. Почвоведение. М., 472 стр.
6. ГИЛЯРОВ, М. С., 1941. Методы количественного учёта почвенной фауны. Почвоведение, № 4, 38—77.
7. ГИЛЯРОВ, М. С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.-Л., 277 стр.
8. ГИЛЯРОВ, М. С., 1953. Почвенная фауна и плодородие почвы. Тр. конф. по вопр. почвенной микробиологии Акад. наук СССР, 109—123.
9. ГЛОЗОВСКАЯ, М. А., 1950. Выветривание горных пород в нивальном поясе Центрального Тянь-Шаня. Тр. Почв. Инст. т. XXXIV, 28—48.
10. ГЛОЗОВСКАЯ, М. А., 1958. Выветривание и первичное почвообразование в Антарктиде. Научн. докл. высш. школы., геол.-географ. науки, № 1.
11. ГЛОЗОВСКАЯ, М. А., 1961. Опыт составления ландшафтно-геохимической карты (на примере восточного склона Южного Урала.). Латв. Гос. Университет. Ученые записки, вып. 4, 159—172.
12. ГРИГОРЬЕВА, Т. Г., 1950. Ногохвостки — Collembola. В кн. »Животный мир СССР«, т. III, 432—437.
13. ДОКУЧАЕВ, В. В., 1949. К вопросу о соотношении между возрастом и высотой местности, с одной стороны, и характером распределения черноземов лесных земель и солонцов, с другой. Избр. соч. т. III. М., 284—305.
14. ДОГЕЛЬ, В. А., 1924. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе. Исследования по количественному анализу наземной фауны. Русск. зоол. ж., т. IV, вып. 1, 2, 142—154.
15. ДАРВИН, Ч., 1936. Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей. Собр. соч. т. 2, 163—240.
16. ЗАХАРОВ, С. А., и А. К. СЕРЕБРЯКОВ, 1949. Первые стадии почвообразования в высокогорной зоне Южной Осетии. Проб. сов. почвовед. сб. 15.
17. ЗРАЖЕВСКИЙ, А. И., 1954. Роль дождевых червей в формировании профиля почв на каменистых россыпях горных склонов Карпат. Третья экологич. конф. (Тезисы) т. IV, 142—145.
18. ЗРАЖЕВСКИЙ, А. И., 1956. Естественное возникновение лесной почвы на каменистых россыпях и способы их облесения. Почвоведение № 10, 50—57.
19. ИЕННИ, К., 1948. Факторы почвообразования. М. 345 стр.
20. КРАСИЛЬНИКОВ, Н. А., 1949а. Микрофлора лишайников. Микробиология, т. XVIII, вып. 3, 224—232.
21. КРАСИЛЬНИКОВ, Н. А., 1949б. Роль микроорганизмов в выветривании горных пород. Микрофлора поверхностного слоя скальных пород. Микробиология, т. XVIII, вып. 4, 318—323.
22. КРАСИЛЬНИКОВ, Н. А., 1949в. Роль микроорганизмов в выветривании горных пород. Очаговое распространение микроорганизмов на поверхности скальных пород. Микробиология, т. XVIII, вып. 6, 492—497.
23. КРАШЕНИННИКОВ, И. М., 1951. Физико-географические районы Южного Урала. В кн. Географические работы. М., 260—417.
24. КАШКАРОВ, Д. Н., 1945. Основы экологии животных. М.-Л., 393 стр.
25. КРИШТОФОВИЧ, А. Н., 1957. Палеоботаника. М.-Л., 650 стр.
26. КОЗЛОВСКАЯ, Л. С., 1961. Совместная деятельность дождевых червей и микрофлоры в лесных почвах. Д.А.Н. СССР. т. 139, № 2, 470—473.
27. МАРКОВ, К. К., 1951. Палеогеография. М. 274 стр.
28. МУРАВЕЙСКИЙ, С. Д., 1946. Процесс стока, как географический фактор. Изв. АН СССР, сер. геологич. и географич. т. X, № 3.
29. ПОЛЫНОВ, Б. Б., 1956а. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах. Избр. труды. М., 392—407.
30. ПОЛЫНОВ, Б. Б., 1956б. О геологической роли организмов. Избр. труды. М, 466—467.
31. ПОЛЫНОВ, Б. Б., 1956в. Учение о ландшафтах. Избр. Труды. М. 493—514.
32. РУХИН, Л. Б., 1959. Основы общей палеогеографии. Л., 557.
33. СОЛНЦЕВ, Н. А., 1949. О морфологии природного географического ландшафта. Вопр. геогр. сб. 16, 61—86.
34. СТЕБАЕВ, И. В., 1956. Фауна и экология прямокрылых насекомых. С.-З. Прикаспия. Автореферат канд. диссерт. Л-д, 16 стр.
35. СТЕБАЕВ, И. В., 1958а. Животное население первичных наскальных почв и его роль в почвообразовании. Зоол. ж. т. XXXVII, вып. 10, 1433—1448.
36. СТЕБАЕВ, И. В., 1958б. Роль почвенных беспозвоночных в развитии микрофлоры почв Субарктики. Д.А.Н. СССР. т. 122, № 4, 720—722.
37. СУКАЧЕВ, В. Н., 1949. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. Вопр. геогр. 16, 45—60.

38. ТУРГУЛЯН, В. О., 1959. О первых стадиях выветривания и почвообразования на извержённых породах в тундровой и таежной зонах. Почвоведение № 11, 37—48.
39. ЯРИЛОВА, Е. А., 1947. Роль литофильных лишайников в выветривании массивнокристаллических пород. Почвоведение № 9, 534—547.

1. AKIMCEV, V. V., 1932. Istoričeskie počvy Kamenec-Podol'skoj kreposti. Tr. II Kongr. počvov. 1930. T. V, 132—140.
2. ASSING, I. A., 1949. Načal'nye stadii vyvetrivanija i kočvoobrazovanija na massivno-kristalličeckich porodach. Prob. Sov. Počvoved., Sb. 15, 80—94.
3. BEKLEMIŠEV, V. N., 1961. Terminy i ponjatija, neobchodimye pri količectvennom izučenii populjacij ektoparasitov i nidikolov. Zool. žurn. t. XI, vyp. 2, 149—158.
4. BERG, L. S., 1947. Klimat i žizn'. M., 355 pp.
5. VIL'JAMS, V. R., 1947. Počvovedenie. M., 472 str.
6. GILJAROV, M. S., 1941. Metody količestvennogo učeta počvennoj fauny. Počvovedenie No 4, 48—77.
7. GILJAROV, M. S., 1949. Osobennosti počvy kak sredy obitanija i ee značenie v evoljucii nasekomych. M.-L., 277 str.
8. GILJAROV, M. S., 1953. Počvennaja fauna i plodorodie počvy. Tr. konf. po voprosam počvennoj mikrobiologii. Akademija nauk SSSR. 109—123 p.
9. GLOZOVSKAJA, M. A., 1950. Vyvetrivanie gornych porod v nival'nom pojase Central'nogo Tjan-Šanja. Tr. Počv. Inst. t. XXXIV, 28—48.
10. GLOZOVSKAJA, M. A., 1958. Vyvetrivanie i pervičnoe počvoobrazovanie v Antarktide. Naučn. dokl. vysš. školy, geologo-geograf. nauki, N I.
11. GLOZOSVKAJA, M. A., 1961. Opyt sostavlenija landšaftno-geochimičeskoj karty (na primere vostočnogo sklona Juzhnogo Urala). Latv. Gos. Universitet. Učenye zapiski, vyp. 4, 159—172.
12. GRIGORJEVA, T. G., 1950. Nogochvostki — Collembola. V knige „Životnyj mir SSSR", t. III, 432—437.
13. DOKUČAEV, V. V., 1949. K voprosu o sootnšenii meždu vozrastom i vysotoj mestnosti, s odnoj storony, i charakterom raspredelenija černozemov lesnych zemel' i solončov, s drugoj. Izbr. soč. t. III. M., 284—305.
14. DOGEL', V. A., 1924. Količestvennij analiz fauny lugov v Petergofe. Issledovanija po količestvennomu analizu nazemnoj fauny. Russk. Zool. ž.. t. IV, vyp. 1/2, 142—154.
15. DARVIN, Č., 1936. Obrazovanie rastitel'nogo sloja zemli dejatel'nost'ju doždevych červej. Sobr. soč.. t. 2, 163—240.
16. ZACHAROV, S. A., i A. K. SEREBRJAKOV, 1949. Pervye stadii počvoobrazovanija v vysokogornoj zone Juznoj Osetii. Prob. sov. počvoved. sb. 15.
17. ŽRAŽEVSKIJ, A. I., 1954. Rol' doždevych červej v formirovanii profilja počv na kamenistych rossypjach i sposoby ich oblesenija. Počvovedenie No 10, 50—57.
18. ZRAŽEVSKIJ, A. I., 1956. Estestvennoe vozniknovenie lesnoj pocvy na kamenistych rossypjach i sposoby ich oblesenija. Počvovedenie No 10, 50—57.
19. IENNI, K., 1948. Faktory počvoobrazovanija. M. 345 str.
20. KRASIL'NIKOV, N. A., 1949a. Mikroflora lišajnikov. Mikrobiologija, t. XVIII, vyp. 3, 224—232.
21. KRASIL'NIKOV, N. A., 1949b. Rol' mikroorganismov v vyvetrivanii gornych porod. Mikroflora poverchnostnogo sloja skal'nych porod. Mikrobiologija t. XVIII, vyp. 4, 318—323.
22. KRASIL'NIKOV, N. A., 1949v. Rol' mikroorganismov v vyvetrivanii gornych porod. Očagovoe raspostranenie mikroorganizmov na poverchnosti skal'nych porod. Mikrobiologija t. XVIII, vyp. 6, 492—497.
23. KRAŠENNINIKOV, I. M., 1951. Fiziko-geografičeskie rajony Južnogo Urala. V kn. Geografičeskie raboty. M. 260—417.
24. KAŠKAROV, D. H., 1945. Osnovy ekologii životnych. M.-L. 393 str.
25. KRIŠTOFOVIČ, A. N., 1957. Paleobotanika. M.-L., 650 str.
26. KOZLOVSKAJA, L. S., 1961. Sovmestnaja dejatel'nost' doždevych červej i mikroflory v lesnych počvach. D. A. N. SSSR. t. 139, No 2, 470—473.
27. MARKOV, K. K., 1951. Paleogeografija. M., 274 str.
28. MURAVEJSKIJ, S. D., 1946. Process stoka, kak geografičeskij faktor Izv. AN SSSR. ser. geologič. i geografič. t. X, No 3.
29. POLYNOV, B. B., 1956. Pervye stadii počvoobrazovanija na massivno-kristalličeskich porodach. Izbr. trudy. M., 392—407.
30. POLYNOV, B. B., 1956. O geologičeskoj roli organizmov. Izbr. trudy. M., 466—467.
31. POLYNOV, B. B., 1956. Učenie o landšaftach. Izbr. trudy. M., 493—514.
32. RUCHIN, L. B., 1959. Osnovy obščej paleogeografii. L., 557.

33. SOLNCEV, N. A., 1949. O morfologii prirodnogo geografičeskogo landšafta. Vopr. geogr. Sb. 16. 61—86.
34. STEBAEV, I. V., 1956. Fauna i ekologija prjamokrylych nasekomych. S.-Z. Prikaspija. Aftoreferat kand. dissert. L-d. 16 str.
35. STEBAEV, I. V., 1958a. Životnoe naselenie pervičnych naskal'nych počv i ego rol' v počvoobrazovanii. Zool. ž. t. XXXVII, vyp. 10, 1433—1448.
36. STEBAEV, I. V., 1958b. Rol' počvennych bespozvonočnych v razvitii mikroflory počv Subarktiki. D. A. N., t. 122, n 4, 720—722.
37. SUKAČEV, V. N., 1949. O sootnošenii ponjatij geografičeskij landšaft i biogeocenoz. Vopr. geogr. 16, 46—60.
38. TURGULJAN, V. O., 1959. O pervych stadijach vyvetrivanija i počvoobrazovanija na izveržennych porodach v tundrovoj i taežnoj zonach. Počvovedenie No II, 37—48.
39. JARILOVA, E. A., 1947. Rol' litofil'nych lišajnikov v vyvetrivanii massivno-kristalličeskich porod. Počvovedenie No 9, 534—547.
40. AGRELL, I., 1941. Zur Ökologie der Collembolen-Untersuchungen im schwedischen Lappland. Opuscula entomologica. Supl. III, 23—69.
41. BOCKEMÜHL, J., 1956. Die Apterygoten des Spitzberges bei Tübingen. Eine faunistisch-ökologische Untersuchung. Zool. Jb. Syst. **84**, H. 2/3, 113—194.
42. DUDICH, E., BALOGH, J., u. I. LOKSA, 1952. Produktionsbiologische Untersuchungen über die Arthropoden der Waldböden. Acta biologica. Acad. scient. Hungaricae. T. II, Fasc. 3—4, 295—317.
43. DRIFT, J. VAN DER, 1951. Analyses of the animal community in a beech forest floor. Tijdschr. Entomol. **94**, 168 pp.
44. DUNGER, W., 1956. Untersuchungen über Laubstreuzersetzung durch Collembolen. Zool. Jb. Syst. **84**. H. 1. 75—98.
45. FALGER, F., 1922—1923. Die erste Besiedlung der Gesteine. Mikrokosmos. H. 1, 3, 5.
46. GELLERT, 1956. Die Ciliaten des sich unter der Flechte *Parmelia saxatilis* MASS. gebildeten Humus. Acta biologica. Acad. scient. Hungaricae. T. VI. Fasc. 1—2.
47. GERE, C., 1956. The examination of the feeding biology of Diplopoda and Isopoda. Acta biologica. Acad. scient. Hungaricae. T. VI, Fasc. 3—4, 257—271.
48. GISIN, G., 1952. Ökologische Studien über die Collembolen des Blattkompostes. Rev. Suisse de Zoolog. **59**. 28. 543—578.
49. GISIN, H., 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaft der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basel. Rev. Suisse Zool. **50**, 4, 131—224.
50. GISIN, H., 1944. Minimalraum und Homogenität der edaphischen Lebensgemeinschaften von Apterygoten. Verh. Schweiz. naturf. Ges. Basel **124**, 140—141.
51. HAARLØV, N., 1960. Microarthropods from Danisch Soils. Ecology, Phenology. Oikos, Supl. 3, 8—176.
52. HEINIS, F., 1937. Beiträge zur Mikrobiocoenose in alpinen Planzenpolstern. Ber. geobotan Forschungsinstitut Rübel in Zürich für das Jahr 1936, 61—71.
53. KNÜLLE, W., 1957. Die Verteilung der Acari Oribatei im Boden. Z. f. Morph. u. Ökol. der Tiere **46**. H. 4.
54. KLIMA, J., 1956. Strukturklassen und Lebensformen der Oribatiden (Acari). Oikos. **7**, 2. 227—242.
55. KUBIENA, W., 1943. Beiträge zur Bodenentwicklungslehre. Entwicklung und Systematik der Rendsinen. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde. Bd. **29** (74), 108—119.
56. KÜHNELT, W., 1950. Bodenbiologie. Wien.
57. JACOT, A. P., 1936. Spruce litter reduction. The Canadian Entomologist. T. LXVII, N I.
58. MUEHLBERGER, C., 1957. Kleintierleben einer Schlackenhalde. Urania. T. XX. H. 10.
59. MÜLLER, G., 1959. Untersuchung über das Nahrungswahlvermögen einiger im Ackerboden häufig vorkommender Collembolen und Milben. Zool. Jb. Syst. **87**, H. 3, 231—256.
60. NORDBERG, S., 1936. Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Vogelnidicolen. Acta zool. Fennica. **21**, 3—168.
61. OCHSNER, F., 1927—1928. Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. Jb. Gallischen. naturwiss. Ges. II.
62. PSCHORN-WALCHER u. P. GUNHOLD, 1957. Zur Kenntnis der Tiergemeinschaft in Moos- und Flechtenrasen an Park- und Waldbäumen. Z. Morph. u. Ökol. d. Tiere. **46**, H. 4, 342—354.
63. RIHA, G., 1951. Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. Zool. Jb. Syst. **80**, H. 3/4, 405—450.
64. RUSCHMAN, G., 1953. Über die Antibiosen und Symbiosen von Bodenorganismen und ihre Bedeutung für die Bodenfruchtbarkeit. Regenwürmer-Symbiosen und Antibiosen. Z. f. Acker- u. Pflanzenbau **96** (2).

65. SACHSSE, J., 1960. Vergleichende Untersuchung der Tierwelt bei verschiedenen Kompostierungsverfahren während des gesamten Rotteprozesses. Verl. „Welt und Wissen". Büdingen-Gettenbach.
66. SCHALLER, F., 1950. Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen. Zool. Jb. Syst. **78**, H. 5/6, 506—525.
67. STÖCKLI, D., 1928. Studien über den Einfluß des Regenwurmes auf die Beschaffenheit des Bodens. Landwirtschaftl. Jb. Schweiz **42**, 1—119.
68. THIENEMANN, A., 1956. Auftreten der verschiedenen Arten im Verlaufe der Rotteprozesse. Leben und Umwelt. Rowohlt, Hamburg.
69. VOLZ, P., 1934. Untersuchung über Mikroschichtung der Fauna von Waldböden. Zool. Jb. Syst. **66**, H. 3/4, 153—210.

Adres avtora: IGOR' VASILIEVIČ STEBAEV, Biologičeskogo Instituta Sibirskogo Otdelenja Akademii Nauk SSSR, Frunse, 23b, Novosibirsk.

Табл. 9. Руководящие формы сообществ беспозвоночных в наскальных почвах.

Tabelle 9. Leitformen von Wirbellosengemeinschaften in Felsenböden.

	I	II	III	IV	V
Acari без [ohne] Oribatei	*Bdella* 100.	30.	29.2.		
			Eupodes 29.9.		
				Cyrtolaelaps 21.2.	18.0.
					Zercon 34.8.
Oribatei		*Carabodes* 84.0.	8.2.		
			Eremaeus 30.7.		
			Gymnodamaeus 11.0.	18.3.	
				Scheloribates 19.9.	
				Oppia 21.1.	28.6.
					Phthiracarus 9.6.
Collembola		*Willowsia buski* 4.2.	4.3.		
		Xenylla maritima 95.	88.9.	82.	
			Folsomides angularis 80.8.		
			Entomobrya multifasciata 8.5.	4.9.	
			Sminthurinus aureus 13.6.	18.6.	
				Onychiurus sibiricus 40.0.	
				Folsomia quadrioculata 83.7.	30.4.
				Isotoma sphagneticola 19.	33.7.
					Isotoma notabilis 14.4.
					Onychiurus armatus 10.2.
					Eosentomon sp. 3.2.
					Mesaphorura krausbaueri 11,7.
Oligochaeta, Myriopoda, Insecta pterygota		Itonididae 81.8.	25.0.	8.6.	
			Lithobiidae 19.4.	12.2.	
				Tendipedidae 24.6.	27.2.
				Lumbricidae (juv.) 10.2.	6.5.
					Allolobophora kazanensis 1.3.
					Enchytraeidae 17.1.
					Geophilidae 5.3.
					Selatosomus aeneus 5,9.
					Harpalus quadripunctat. 3,9.

Условные обозначения — см. Табл. 1 и Рис. 1. Цифры означают индексы доминирования по обилию. Примечание: схематически изображены наиболее типичные по их морфологии формы.

Bezeichnungen: Siehe Tabelle 1 und Abb. 1. Die Ziffern bedeuten Indizes der Dominanz.